



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

DINÁMICA ESPACIAL DE  
POBLACIONES DE COLEÓPTEROS  
EN UN PAISAJE AGRÍCOLA  
HETEROGÉNEO EN OAXACA,  
MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

PRESENTA:

LORENA CASTRO CAMPERO

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD

SINODALES:

DRA. ANA LAURA WEGIER BRIUOLO  
DR. JOSÉ ANTONIO NEME CASTILLO  
DR. PEDRO EDUARDO MIRAMONTES VIDAL  
M. en C. CECILIA GONZÁLEZ GONZÁLEZ



Ciudad Universitaria, CD.MX. 2021



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# AGRADECIMIENTOS

## 1. Agradecimientos institucionales

En primer lugar me gustaría agradecer al taller AISSA por darme una visión tan integral de los sistemas socioambientales, por ofrecerme otra perspectiva sobre nuestro mundo, y sus soluciones.

Agradezco también a Martín Zurita (q.e.p.d), de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Ecología (UNAM), por sus valiosos comentarios que nos permitieron seleccionar el grupo modelo.

A Rodrigo García, del área de cómputo del Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad (LANCIS), por darme acceso al servidor de cómputo y por sus múltiples respuestas a mis múltiples preguntas, las cuales me permitieron correr mi modelo durante mi intercambio y en medio de una pandemia mundial.

A Nicholas Magliocca y el equipo de SESYNC de la Universidad de Maryland, por becarme e invitarme a participar en su curso de Introducción a Modelos Basados en Agentes. Sin duda fue un gran punto de inicio para todo este trabajo.

A el proyecto UNAM-DGAPA-PAPIIT (IN207819) por el apoyo financiero para llevar a cabo el trabajo de campo.

Al laboratorio La Parcela del LANCIS por la constante retroalimentación y por apoyarme con una beca durante la elaboración de mi tesis.

A mis sinodales, Ana Wegier, Antonio Neme, Pedro Miramontes y Cecilia González, por tomarse el tiempo de leer mi tesis y aportarme comentarios para enriquecerla.

## 2. Agradecimientos personales

A Mariana, gracias por hacer ciencia que importa de verdad. Gracias por recibirme como alumna, por enseñarme, por dejarme hacer “un modelo sobre complejidad”, como yo quería.

A Ana por su paciencia y disposición para explicarme su trabajo y todas aquellas cosas que sin ella no habría sabido cómo hacer.

A Luis por revisar mi código, ayudarme a resolver todos mis problemas y ser eternamente paciente con todas mis dudas y consultas. Sin ti me habría tomado el triple de tiempo en acabar.

A Carlos, por enseñarme cómo usar Mathematica y salvarme de mis apuros.

A Ceci y Emilio por poner su corazón y energía “to the fund” en aquella linda aventura que fue irnos a campo juntos.

A Lev, Julia y Alonso, por ser los primeros en hablarme de Agroecología. Por ayudarme a descubrir lo que realmente me apasiona dentro del mundo de la ciencia.

A Bindu, por darme un motivo real para regresar a México, gracias a lo cual acabar la carrera fue una posibilidad. Por mostrarme el camino, por ser una luz tan grande.

A Fran, a Sofía por siempre estar a pesar de la distancia, por inspirarme y motivarme a seguir creciendo y expandiéndome.

A Joe, Mareike, Melissa, Nic por ser un hogar calentito en un mundo tan lejano. Por compartir, por construir juntos.

To Mabel, Torsten, Maria, Heinrich, Michi and Katja, thank you for welcoming me like one of your own. For being so open to sharing everything you knew, for being open to learning what I had to share. For providing a little nest in which I could finally sit down and finish.

A Alejandro, por motivarme una y otra vez a romper la maldición familiar.

A mi hermana, por dejarme presentarle mi proyecto un millón de veces, por las pláticas en la cocina, por sus consejos siempre sabios.

A mis papás, por su visión y su apoyo incondicional.

To Leonhard, for your loving, open hands.

A todos los campesinos que siembran nuestra comida y que son mi inspiración cada día.

## **DEDICATORIA**

Para todos aquellos campesinos que dedican sus vidas a producir nuestros alimentos. Para todos aquellos que resisten, que luchan, que saben.

*Change can be brought about, not through incitement to war or violent revolution, but rather by altering the direction of our thinking about the world we live in.*

- Paul Brooks, Foreword of Rachel Carson's Silent Spring book.

## RESUMEN

Actualmente la humanidad se enfrenta a dos principales desafíos: la conservación de la biodiversidad y la provisión suficiente y justa de materias primas y alimentos para nuestra población continuamente creciente. Históricamente se ha tendido a buscar soluciones a estos dos desafíos de manera independiente, intentando por un lado incrementar la producción y por otro lado aumentando el número de áreas naturales protegidas (Carmen et al., 2020). Una manera de reconciliar los múltiples objetivos en cuanto a producción agrícola, conservación de la biodiversidad y mejoramiento de la calidad de vida humana tomando en cuenta a los diferentes actores y sectores sociales y escalas, es estudiando todo esto como un conjunto de elementos y procesos relacionados. Las iniciativas o enfoques integrales de paisaje (ILI, por sus siglas en inglés) buscan justo esto, caracterizando a los diferentes elementos como sub-partes interactuantes del total del sistema (Campbell et al., 2017; Carmen et al., 2020).

Tomando como referencia los enfoques integrales de paisaje, en este trabajo se construyó un modelo basado en agentes utilizando la plataforma computacional de software libre Netlogo 6.1.0. Esto, para estudiar el efecto que tienen distintas prácticas de manejo agrícola y tipos de uso de suelo en la supervivencia de distintos tipos de coleópteros (escarabajos) en un paisaje o *matriz* agrícola heterogéneo en Zaachila, Oaxaca, considerando a los coleópteros especies indicadoras de la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico en general. El modelo integra la caracterización de los tipos de uso de suelo de la zona elaborados por Urrutia y colaboradores (2020), información sobre las especies de coleópteros presentes en la zona (González González et al., 2020), información sobre los tipos de manejo previamente documentados (González González et al., 2020), algunos de los procesos de cambio de uso de suelo documentados previamente en la zona, así como información recabada durante trabajo de campo (realizado en Septiembre del 2019).

Los resultados de campo muestran que Zaachila es una zona con una muy amplia variedad de prácticas agrícolas, lo que termina representando un amplio espectro de manejo. A pesar de la heterogeneidad de prácticas, las zonas de agricultura de temporal son las zonas donde predomina la agricultura tradicional: alrededor de un tercio del total de las parcelas de riego en Zaachila presentan un manejo completamente industrializado, comparado con cerca de un 10 por ciento de las parcelas de temporal.

En línea con las propuestas de paisajes integrados, los resultados del modelo computacional muestran que la supervivencia de los escarabajos aumenta conforme aumenta la calidad de la matriz agrícola en general. También muestra que, bajo las condiciones modeladas, los escarabajos que se desplazan menos (vagilidad baja) sobreviven más que los de vagilidad alta. Además, el modelo permite constatar el papel central que tiene la agricultura tradicional en este paisaje, pues los cambios en la permeabilidad de este tipo de parches tienen un efecto directo o efecto cascada sobre la supervivencia de los escarabajos en todos los otros tipos de parches. No pasa lo mismo con los cambios en la permeabilidad de los bosques, por ejemplo, pues estos cambios alteran solamente la supervivencia de los escarabajos en este mismo tipo de parche.

A partir de los resultados, recalamos la importancia de dirigir esfuerzos a diferentes escalas y en colaboración con diversos actores para asegurar la permanencia de las condiciones y relaciones sociales y económicas que permiten que los paisajes agrícolas campesinos heterogéneos existan.

# ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>6</b>
LA PRODUCCIÓN AGRÍCOLA Y LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD ¿DESAFÍOS ANTAGONISTAS?.....	6
1.1 El reto de la agricultura.....	6
1.2 El reto de la conservación.....	7
ENFOQUES INTEGRALES DE PAISAJE ¿LA SOLUCIÓN?.....	7
2.1 Fragmentación de hábitats y metapoblaciones.....	8
2.2 Diferentes tipos de agricultura tienen efectos distintos para la naturaleza.....	9
2.3 Un mismo paisaje puede tener efectos distintos para diferentes especies.....	9
META: AUMENTAR LA CALIDAD DE LAS MATRICES AGRÍCOLAS.....	10
LAS CIENCIAS DE LA COMPLEJIDAD COMO HERRAMIENTA PARA ESTUDIAR EL EFECTO DE DISTINTAS APROXIMACIONES.....	11
JUSTIFICACIÓN DE ESTE TRABAJO.....	11
ANTECEDENTES Y SITIO DE ESTUDIO.....	12
3.1 Uso de suelo y vegetación en Zaachila.....	13
3.2 Coleópteros como especies indicadoras.....	14
<b>PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....</b>	<b>15</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>15</b>
<b>MÉTODO.....</b>	<b>15</b>
DESCRIPCIÓN DEL MODELO.....	15
1. INFORMACIÓN GENERAL.....	16
1.1 Propósito.....	16
1.2 Entidades, variables de estado y escalas.....	16
1.2.1 Entidades.....	16
1.2.2 Variables de Estado.....	17
1.2.3 Escalas.....	17
1.3 Resumen de procesos y programación.....	18
CONCEPTOS DE DISEÑO.....	18
2.1 Heterogeneidad.....	18
2.2 Estocasticidad.....	19
2.3 Observaciones.....	19
DETALLES.....	19
3.1 Condiciones iniciales.....	19
3.2 Datos de entrada.....	20
3.3 Submodelos.....	20
A. Escarabajos.....	20
A.1 Datos empíricos y teóricos de los escarabajos.....	20
I. Proceso de selección de tipos de coleópteros a modelar.....	20
II. Características biológicas del grupo.....	21
A.2 Incorporación de características biológicas al modelo - Submodelos para procesos relacionados a los escarabajos.....	23
B. Parches de Paisaje.....	26
B.1 Datos empíricos y teóricos de los parches de paisaje.....	26
I. Expansión de la Cobertura Urbana y tendencias en el cambio de uso de suelo.....	26
II. Distribución de los tipos de manejo agrícola en el paisaje: Trabajo de campo.....	27
B.2 Submodelos para los procesos relacionados a los parches de paisaje.....	33
I. Incorporación de la Expansión Urbana y tendencias en el cambio de uso de suelo al modelo.....	33
II. Incorporación de la caracterización en campo al modelo.....	34
III. Probabilidades de supervivencia por tipo de parche (permeabilidad de los parches).....	39
INFORMACIÓN ADICIONAL.....	41

4.1 Escenarios.....	41
4.2 Pruebas de calibración, sensibilidad y validación.....	44
4.2.1 Calibración.....	44
4.2.2 Pruebas de sensibilidad.....	44
I. Capacidad de carga.....	44
II. Tasa de reproducción.....	45
4.2.3 Pruebas de validación.....	45
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>46</b>
1. RESULTADOS DE LOS RECORRIDOS DE CAMPO.....	46
2. PRUEBAS DE SENSIBILIDAD.....	47
3. PATRONES GENERALES.....	47
4. EFECTO DE LOS CAMBIOS EN LA CONFIGURACIÓN DE LA MATRIZ.....	48
5. EFECTO DE LOS CAMBIOS EN LA PERMEABILIDAD DE LOS PARCHES.....	50
5.1 Aumento en la permeabilidad de los parches urbanos.....	50
5.2 Aumento en la permeabilidad de los bosques.....	50
5.3 Aumento en la permeabilidad de la agricultura tradicional.....	50
6. DIFERENCIAS ENTRE COLEÓPTEROS DE VAGILIDAD ALTA Y BAJA.....	53
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>54</b>
1. ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS DE CAMPO Y UBICACIÓN DENTRO DE LOS PATRONES NACIONALES.....	54
2. ROBUSTEZ DEL MODELO CON BASE EN UNA DE LAS PRUEBAS DE SENSIBILIDAD.....	54
3. EFECTO DE LOS CAMBIOS EN LA PERMEABILIDAD DE LOS PARCHES.....	55
4. DIFERENCIAS ENTRE COLEÓPTEROS DE VAGILIDAD ALTA Y BAJA.....	55
5. SUPUESTOS Y SIMPLIFICACIONES.....	56
6. FUTURAS EXPLORACIONES.....	56
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>59</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>60</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>67</b>
ANEXO 1 - CARTAS FIRMADAS POR LOS MUNICIPIOS QUE VISITAMOS DURANTE EL TRABAJO DE CAMPO.....	67
ANEXO 2 - ANOVAS.....	69
1. Efecto de los cambios en la configuración de la matriz.....	69
1.1. Comparación entre proyección actual y proyección a 15 años.....	69
2. Efecto de los cambios en la permeabilidad de los parches.....	70
2.1. Aumento en la permeabilidad de los parches urbanos.....	70
2.2. Aumento en la permeabilidad de los bosques.....	74
2.3 Aumento en la permeabilidad de la agricultura tradicional.....	86
3. Diferencias entre los escarabajos de vagilidad alta y vagilidad baja.....	90
ANEXO 3 - CAPTURAS DE PANTALLA DE RESULTADOS.....	93

## INTRODUCCIÓN

### **La producción agrícola y la conservación de la biodiversidad ¿desafíos antagonistas?**

Dos de los principales desafíos a los que se enfrenta la humanidad actualmente son la conservación de la biodiversidad, sin la cual no seremos capaces de sobrevivir, y la provisión suficiente de materias primas y alimentos para nuestra población continuamente creciente. Históricamente se han buscado soluciones a estos dos desafíos de manera independiente, intentando por un lado incrementar la producción y por otro lado aumentando el número de áreas naturales protegidas (Carmenta et al., 2020).

#### *1.1 El reto de la agricultura*

La importancia de la agricultura para la humanidad resulta obvia cuando notamos la ubicuidad de las tierras de uso agrícola en el mundo: hoy día, a nivel mundial alrededor del 37 % de las zonas no cubiertas por hielo se utilizan para la agricultura (FAO, 2017) y en México, se estima que la agricultura ocupa el 54.9 % del territorio (WorldStat, 2014).

Tras la revolución verde, uno de los enfoques de la agricultura ha sido impulsar una mayor intensificación e industrialización para poder aumentar la productividad por unidad de área (Foley et al., 2005), bajo el argumento de que sólo así se podrá satisfacer la demanda de alimentos, y por consecuencia garantizar la seguridad alimentaria. La intensificación e industrialización de la agricultura implica la transición desde sistemas agrícolas con una alta biodiversidad planeada y bajo uso de insumos externos hacia sistemas con una baja biodiversidad planeada y alto uso de insumos externos e incluye el uso de nuevas tecnologías que sustituyen o asisten a los procesos naturales y que pretenden ejercer un mejor “control” sobre la naturaleza (Perfecto et al., 2009). Ejemplos de estas tecnologías son la agricultura de precisión (que utiliza análisis geoespaciales basados en sistemas de información geográfica que permiten procesar datos sobre la variabilidad de, por ejemplo, la cantidad de nitrógeno dentro del predio agrícola), el uso de nanotecnologías y el uso de cultivos transgénicos (por ejemplo, para aumentar en el corto plazo la producción por unidad de fertilizante aplicado o por unidad de agua consumida) (Perfecto & Vandermeer, 2012; Foley et al., 2005). Según algunos autores, enfocarse en la intensificación agrícola industrial permitiría además reducir la superficie necesaria para la agricultura, llegando incluso a incrementar la superficie disponible para la conservación de la biodiversidad (Waggoner, 1996; Balmford et al., 2005; Balmford et al., 2012). Hasta la fecha, esta supuesta relación entre intensificación y superficie de conservación ha sido poco concluyente. Lo que sí se ha podido demostrar, es que la intensificación agrícola a menudo tiene consecuencias sociales y ambientales negativas. Dos ejemplos de esto son: primero, el hecho de que los pequeños productores y campesinos pierden su independencia a manos de grandes empresas, que son los que les venden los medios de producción; segundo, lo que se percibe como externalidades ambientales de la agricultura industrial, como son la pérdida y degradación de suelos, la contaminación de cuerpos de agua, evolución y resistencia de plagas y malezas y daños a la salud humana por el uso de sustancias tóxicas (Lewontin & Berlan, 1986; Pengue 2009; Carmenta et al., 2020).



## 1.2 El reto de la conservación

Una de las principales estrategias que se ha implementado para la conservación de la biodiversidad es el establecimiento de áreas naturales protegidas (en algunos casos conocidas como “reservas naturales”, o “parques nacionales”), áreas donde se procura conservar la biodiversidad lo más prístina posible. Es importante mencionar que aunque en primera instancia parece ser una buena solución, esta propuesta o su implementación ha sido criticada por varios autores, ya que el establecimiento o conservación de “áreas prístinas” a menudo ignora el impacto social, ecológico y cultural que esto genera en las comunidades humanas que históricamente han jugado un papel importante en el mantenimiento y construcción de esta “naturaleza” (Garnett et al., 2018; Gómez-Pompa & Kaus, 1992 citado en García-Jácome et al., 2020; Carmenta et al., 2020; Sarkar 2021). Aunado a esto, cuando primero se establecieron estos espacios, se creía que la probabilidad de ocurrencia de distintas especies en los hábitats remanentes o “reservas” estaba determinada únicamente en función del aislamiento y tamaño del parche de hábitat, por lo que el enfoque principal de la conservación era preservar los hábitats más grandes posibles, y mantenerlos lo más interconectados posible a través de corredores o remanentes del mismo hábitat (Prugh et al., 2008). Sin embargo, diversos autores señalan que aún cuando se establecieran a nivel mundial la mayor cantidad de parques nacionales y reservas posibles, un porcentaje mayor de la biodiversidad se encontraría en fragmentos de hábitats remanentes embebidos en otros paisajes (en su mayoría agrícolas, aunque también urbanos y pecuarios) (Tscharntke et al., 2002; Franklin & Lindenmayer, 2009; Vandermeer & Perfecto, 2006). Por si fuera poco, se ha visto que el tipo de cobertura o uso de suelo que separa a los parches de hábitat tiene una mayor injerencia en la cantidad de especies presentes, que el tamaño de hábitat y fragmentación *per se* (Fahrig, 2001; Prugh et al., 2008; Franklin & Lindenmayer, 2009).

Además, la expansión agrícola (sobre todo en los trópicos) ocurre a través de la conversión de remanentes de hábitat. Por esta razón, muchas veces estos dos desafíos (la producción agrícola y la conservación de la biodiversidad) se perciben como mutuamente excluyentes (Fahrig, 2001; Espírito-Santo et al., 2016). A pesar de esta aparente contradicción, a partir de la concepción de los límites planetarios se ha hecho obvia la necesidad de reconocer que lo que parecen ser diferentes crisis en realidad sólo son partes de una crisis mayor dentro de un mismo sistema, y por lo tanto la única manera de combatir el problema es a través de la sinergia de diferentes actores, a diferentes escalas y tomando en consideración las fuertes inequidades bajo las que distintos sectores operan (Röckstrom et al., 2009; Carmenta et al, 2020).

### **Enfoques integrales de paisaje ¿la solución?**

Una manera de reconciliar los múltiples objetivos en cuanto a producción agrícola, conservación de la biodiversidad y atención a las injusticias e inequidades en el acceso a la alimentación, a la salud y a la biodiversidad y el medio ambiente sano (que suelen ser categorizadas superficialmente como “mejoramiento de la calidad de vida humana”) tomando en cuenta a los diferentes actores, sectores y escalas, es estudiando todo esto como un conjunto. Las iniciativas o enfoques integrales de paisaje (ILI, por sus siglas en inglés) buscan justamente esto, caracterizando los diferentes elementos como partes interrelacionadas del total del sistema (Campbell et al., 2017; Carmenta et al, 2020). Bajo este lente, al conjunto de tipos de cobertura de suelo diversos que se encuentran rodeando a los remanentes de hábitat a escala de paisaje se les ha llamado “matriz” y dado que muchas veces el tipo de cobertura de suelo es agrícola, comúnmente se emplea el término “matriz agrícola” o “matriz agroecológica” (Perfecto et al., 2009; Benítez et al., 2014; Ramos et al., 2018, entre otros). En los últimos años se ha estudiado y comprobado que las características de los elementos de los

paisajes, así como su disposición en el espacio pueden acercarnos o alejarnos de la meta de la sustentabilidad humana y ecológica en el mediano y largo plazo, debido al efecto que tienen sobre el sistema total. A continuación se describe esto con mayor detalle.

### *2.1 Fragmentación de hábitats y metapoblaciones*

Según diversos autores (Levins, 1969; Perfecto et al., 2009, entre otros), el efecto de los cambios espaciales de los paisajes se puede estudiar desde la llamada teoría de metapoblaciones. Esta teoría establece que las poblaciones no existen como elementos aislados en un paisaje, sino que existen en pequeños agregados en ciertas áreas (hábitats). Cada uno de estos agregados conforma una subpoblación, y el conjunto de las subpoblaciones forma una metapoblación. La característica principal es que de manera natural cada subpoblación tiene cierta probabilidad intrínseca de sufrir una extinción local. Las poblaciones a nivel regional (a nivel de metapoblaciones) sólo se mantienen si la migración entre subpoblaciones es posible, de modo que pueda haber recolonización de los sitios donde ha ocurrido una extinción local. En otras palabras, mientras que la tasa de extinciones locales sea menor que la tasa de migraciones regionales, la metapoblación se mantiene. Si la tasa de extinciones locales es mayor que la tasa de migraciones regionales, la metapoblación se extingue.

Hoy día, uno de los principales desafíos a los que se enfrentan las diversas poblaciones de animales y plantas es que los remanentes de hábitat en donde son capaces de sobrevivir se encuentran cada vez más fragmentados (Hansen et al., 2013)<sup>1</sup>. La fragmentación implica tres elementos: a) pérdida total de hábitat original, b) reducción del tamaño de hábitat y c) aumento de la distancia (aislamiento) de los fragmentos de hábitat (Andrén, 1994). La fragmentación es seguida por un aumento en el efecto de borde, además de la modificación de hábitats, degradación de suelo y agua, y sobreexplotación de especies nativas (Foley et al., 2005; Scholtz et al., 2009). Por su parte, la pérdida de hábitat ha causado que muchas poblaciones que antiguamente se encontraban en un continuo, se encuentren ahora sólo en parches remanentes con tamaño y aislamiento variable (Prugh et al., 2008), conduciendo a la división de una subpoblación que antes era mayor en varias poblaciones más pequeñas y todavía más aisladas (Scholtz et al., 2009). Esto genera que la posibilidad de recolonización o migración de subpoblaciones disminuya, y como consecuencia del tamaño reducido de su población, además de su mayor aislamiento, su acervo genético disminuye. Por lo tanto, estas subpoblaciones cuentan con una capacidad más limitada para responder de manera adaptativa a presiones ambientales, aumentando así todavía más el riesgo de las extinciones locales, sobre todo si la distancia entre los fragmentos de hábitat es lo suficientemente grande como para evitar la re-colonización o migración de otras subpoblaciones (Scholtz et al., 2009).

Por tanto, resulta importante enfocar las estrategias de conservación en asegurar la permanencia de las metapoblaciones, y esto es posible si se enfoca la atención en la composición y configuración de los diversos elementos del paisaje (i.e, si se enfoca la atención en asegurar la posibilidad de migración y recolonización entre subpoblaciones). La composición de un paisaje se refiere al número y tipos de parches que conforman a ese paisaje (por ejemplo: usos de suelo y vegetación, riqueza de hábitat o diversidad de tipos de hábitat). La configuración, por otro lado, se refiere al arreglo espacial de estos diferentes parches en el paisaje, incluyendo el nivel de fragmentación, la densidad de bordes y la conectividad entre los distintos tipos de parches, entre otros (McGarigal & Marks, 1995). La heterogeneidad resultante tanto de la configuración como de la composición de un paisaje afecta a los procesos ecológicos en diferentes escalas, de manera independiente e interactiva

<sup>1</sup> No confundir con "fragmentación *per se*" (Fahrig, 2001).

(Batáry et al., 2020).

## *2.2 Diferentes tipos de agricultura tienen efectos distintos para la naturaleza*

El hecho de que los parches de vegetación primaria se encuentren sobre todo rodeados por parches agrícolas es algo que difícilmente podemos cambiar porque la agricultura está directamente relacionada con la subsistencia humana (Kennett y Winterhalder, 2006). Sin embargo, cada vez hay más evidencia que sugiere que diferentes tipos de agricultura pueden tener consecuencias distintas para el ambiente y los servicios ecosistémicos de los que dependemos, así como también favorecer más o menos dinámicas de migración metapoblacionales (Foley et al., 2005, Perfecto et al., 2009; Fahrig et al., 2011). Esto basado en que la forma en que se practica la agricultura define en parte tanto la composición como la configuración de un paisaje.

A pesar de que lo que se encuentra en campo a menudo es un mosaico de formas de manejo muy heterogéneas, para estudiar el efecto de la agricultura sobre distintas especies a menudo se clasifica esta gran heterogeneidad en dos extremos o dos tipos principales de agricultura (Álvarez et al., 2014), que aquí llamaremos industrial y tradicional:

- a) Agricultura industrial, en la cual se siembran grandes extensiones de monocultivo y se emplea una gran cantidad de insumos externos basados en el petróleo, como maquinaria y agroquímicos.
- b) Agricultura tradicional, en la cual las parcelas suelen tener policultivos, se permite la convivencia con múltiples especies de diversidad asociada (i.e. no planeada), se hacen sobre todo labranzas con tracción animal o manual y la cantidad de insumos que se utilizan es mínima o de origen orgánico.

Otras maneras comunes de llamarles a estos dos tipos de agricultura son: agricultura extensiva, de bajo impacto o agroecológica para la tradicional; y convencional o intensiva para la industrial. Las diferentes formas de clasificar a la agricultura, también conocidas como tipologías (Álvarez et al., 2014), están relacionadas con diferentes objetivos o enfoques de estudio, y en nuestro caso escogimos utilizar industrial/tradicional porque nos parece importante resaltar no sólo las diferencias económicas que suelen diferenciar a los productores/campesinos sino también por el impacto ecológico asociado a este tipo de prácticas.

Debido a la gran cantidad de fertilizantes y plaguicidas que utiliza la agricultura industrial, y al hecho de que tiende a formar paisajes homogéneos en enormes extensiones de tierra, el tránsito o establecimiento de las especies que conforman la biodiversidad en este tipo de agricultura es muy limitado, por lo que los parches con este tipo de agricultura a menudo representan sumideros (zonas en donde las poblaciones disminuyen agudamente o se extinguen localmente). De manera contraria, los paisajes con parcelas pequeñas y en donde se practica agricultura tradicional suelen ser más heterogéneos y con menor presencia de sustancias potencialmente tóxicas para los seres vivos, lo que tiende a soportar un mayor número y abundancia de especies, así como volver más factible el proceso de migración entre remanentes (Nichols et al., 2007; Ong et al., 2020; Martín et al., 2020).

## *2.3 Un mismo paisaje puede tener efectos distintos para diferentes especies*

Un mismo paisaje, definido por su composición y configuración, no tiene el mismo efecto en diversos grupos o especies. En los últimos años, se ha reconocido la importancia de determinar las respuestas de las diferentes especies a la heterogeneidad del paisaje a diferentes escalas, como parte integral de las estrategias de conservación a nivel regional (Prugh et al., 2008; Franklin & Lindenmayer, 2009;

González González et al., 2016; Ramos et al., 2018).

Hasta ahora la mayoría de los estudios del efecto de la matriz agrícola sobre las especies se ha centrado principalmente en grandes vertebrados, aun cuando diversos autores han señalado la importancia de estudiar otros grupos de animales (Sánchez-de-Jesús et al., 2015; Tschardt et al., 2002; Bártary et al., 2011). Los insectos, por ejemplo, se diferencian de los vertebrados en que generalmente tienen áreas de distribución más pequeñas y menores capacidades de dispersión. En consecuencia, pasan más tiempo entre parches de vegetación remanentes y se ven más afectados por barreras de aislamiento, aunque también son capaces de hacer mejor frente a la fragmentación en parches de hábitat pequeños (Tschardt et al., 2002; Ramos et al., 2018, pero ver también Larsen et al., 2008). Por otro lado, se ha demostrado que el efecto de los ambientes agrícolas sobre los insectos puede estar influenciado por la etapa del ciclo de vida, o por cambios estacionales, por lo que la relación entre biodiversidad e intensificación agrícola muchas veces no es lineal para este grupo (Saunders et al., 2014).

### **Meta: Aumentar la calidad de las matrices agrícolas**

Como he resumido en los párrafos anteriores, en los paisajes en donde queda una menor cantidad de remanentes de vegetación primaria (Ramos et al., 2018), o donde incrementar el tamaño e interconectividad de los parches de hábitat resulta prácticamente imposible (Prugh et al., 2008), concentrarse en lo que sucede dentro de la matriz agrícola resulta crucial para el mantenimiento de la biodiversidad a nivel regional (Nichols et al., 2007).

La interacción entre la dispersión de las especies animales (determinada por su fisiología y comportamiento) y la estructura del paisaje (determinada por la composición y configuración que presenta) determina la posibilidad de la especie de moverse y recolonizar diversos tipos de parches a través de un paisaje o matriz. Esta interacción se conoce como *conectividad del paisaje*, la cual también ha sido definida como “el grado en el que el paisaje facilita o impide el movimiento entre parches con recursos” (Merriam, 1984 y Taylor et al., 1993 en Goodwin & Fahrig, 2002). Si los parches dentro de la matriz contienen recursos, disminuyen el contraste entre remanentes de hábitat-matriz al absorber el efecto negativo de borde y la conectividad entre dichos parches permeables a las especies locales es alta, se habla de una matriz con calidad alta (ejemplo de esto son los sistemas agroforestales tradicionales que Ivette Perfecto y John Vandermeer han estudiado en Chiapas, México (Perfecto et al., 2009; Perfecto et al. 2014)). Si por el contrario, la persistencia de las poblaciones se ve amenazada por el uso de pesticidas, por la generación de microclimas más secos y cálidos que los hábitats naturales, por facilitar la invasión y expansión de especies exóticas, o porque la conectividad entre los parches permeables es baja, se habla de una matriz con baja o poca calidad (a menudo se toman como ejemplo las zonas con carreteras, zonas urbanizadas o zonas en donde predominan los cultivos intensivos anuales) (Fahrig et al., 1995; Goodwin & Fahrig, 2002; Arroyo-Rodríguez et al., 2020). Así, la calidad de la matriz es resultado de la calidad de los hábitats o parcelas dentro de ella misma (Perfecto et al., 2009; Ramos et al., 2018).

La cuestión de aumentar la calidad de las matrices agrícolas primero surgió bajo el famoso debate del Land-Sharing/Land-Sparing, también conocido como el modelo de integración o de separación de tierras (Perfecto & Vandermeer, 2010; Phalan et al., 2011; Balmford et al., 2012; Herzog & Schüepp, 2013; Phalan et al., 2016; Ortega-Álvarez et al., 2018). Sin embargo, en los últimos años diversos autores han señalado que estas dos aproximaciones en la mayoría de los casos son demasiado simplistas ya que ignoran otras cuestiones importantes como la seguridad y soberanía alimentaria,

heterogeneidades ambientales y efectos de escala (Fischer et al., 2014; Grau et al., 2013). A partir de estudios más recientes, se ha propuesto que quizá entender los mecanismos que confieren mayor calidad a la matriz en diferentes contextos es la mejor aproximación para identificar soluciones contexto-específicas o locales (Butsic & Kuemmerle, 2015).

### **Las ciencias de la complejidad como herramienta para estudiar el efecto de distintas aproximaciones**

He argumentado que hasta ahora ha sido difícil (si no imposible) estudiar desde la perspectiva de una sola disciplina el efecto de la matriz sobre diversas especies, por lo que quizá una aproximación de estudio alternativa sean las ciencias de la complejidad.

Las ciencias de la complejidad han surgido en las últimas décadas en un intento de explicar cómo pueden un grupo de componentes aparentemente simples organizarse sin la necesidad de un control central y generar fenómenos o sistemas complejos difíciles de predecir (Mitchell, 2009). García (2006), definió los sistemas complejos como *“una representación de un recorte de la realidad, conceptualizado como una totalidad organizada, en la cual los elementos no son “separables” y por tanto, no pueden ser estudiados aisladamente”*. Otros autores han definido los sistemas complejos como aquellos compuestos por múltiples elementos individuales que interactúan entre sí y que sin embargo las propiedades agregadas o comportamientos que surgen de estas interacciones no son predecibles linealmente a partir de los elementos individuales. A este comportamiento que surge, en donde *“el resultado es más que la suma de las partes”*, se le ha llamado propiedad emergente (Mitchell, 2009; Wilensky & Rand, 2015, entre otros).

Para estudiar sistemas complejos y adaptativos, como argumentamos que son los paisajes socioecológicos y las dinámicas metapoblacionales que ocurren en ellos, a menudo se utilizan modelos matemáticos o computacionales. De manera sencilla, un modelo, en el contexto científico, es una representación simplificada o estilizada de una parte de la realidad (Mitchell, 2009). Con el avance en las ciencias de la computación, han surgido nuevas herramientas que nos permiten modelar y simular sistemas complejos más profundamente, como por ejemplo los modelos basados en agentes.

A grandes rasgos, los modelos basados en agentes (MBA) son un tipo de modelo computacional que permite hacer una simulación de acciones e interacciones de individuos autónomos y heterogéneos (agentes) dentro de un entorno con información limitada (universo), para a través de ello determinar qué efectos producen estas interacciones en el conjunto del sistema (Levin et al., 2013). En este tipo de modelos, es factible simular dinámicas simultáneas a fin de explicar, recrear, y en ocasiones predecir, acciones de fenómenos complejos (Izquierdo et al, 2008). Los MBA *especialmente explícitos*, tienen además un componente gráfico, que permite una visualización en una interfaz de lo que está ocurriendo dentro del sistema que se está modelando (Wilensky & Rand, 2015).

### **Justificación de este trabajo**

Hasta la fecha, la mayoría de los estudios de paisaje se han realizado en zonas templadas, por lo que hay pocos estudios que reflejen la diversidad de los paisajes agrícolas tropicales y campesinos. Como ejemplo, existen estudios sobre el impacto del paisaje agrícola sobre las especies en zonas de cultivo de café de sombra (Perfecto et al., 2009), pero no existen estudios sobre el impacto sobre distintas

especies de animales que el paisaje agrícola tiene en zonas de cultivo de milpa, el policultivo más importante de Mesoamérica. Esto representa una laguna importante ya que podría haber diferencias relevantes en términos de permeabilidad y supervivencia para las especies entre estos dos paisajes, dado el hecho de que el primero es un cultivo arbóreo y perenne, mientras que el segundo generalmente es un cultivo temporal, de manera que hay períodos después de la cosecha en que las parcelas permanecen prácticamente desnudas de vegetación.

Además, se mencionó la necesidad de estudiar el efecto de las matrices sobre una variedad de grupos de animales. A pesar de que los insectos representan más del 50% de todas las especies vivas descritas y de tener probablemente un impacto más fuerte en los ecosistemas terrestres que cualquier otro grupo de animales (Kruess & Tschardtke, 1994), hasta la fecha han sido un grupo que ha permanecido en su mayoría subrepresentado en los estudios de paisaje.

Por último, hacen falta más estudios que incorporen no nada más los aspectos ecológicos complejos que derivan de los patrones espaciales heterogéneos, sino que también consideren los modelos socio-ambientales que sostienen las economías campesinas y que hacen que los paisajes heterogéneos existan (Perfecto et al., 2012; Urrutia-Cárdenas et al., 2020).

En mi grupo de trabajo, en el laboratorio *La Parcela* del Instituto de Ecología de la UNAM, se han desarrollado diversos modelos y trabajos con el objetivo de contribuir en estas líneas de investigación (Benítez et al., 2014; González González et al., 2016, 2020, 2021; Benítez, 2018; Ramos et al., 2018, Urrutia-Cárdenas et al., 2020, García-Jácome et al., 2020). Este grupo de trabajo se ha enfocado en estudiar el sistema campesino en la Villa de Zaachila, en los Valles Centrales de Oaxaca. Tomando como base el trabajo que ya se ha venido realizando, el presente trabajo pretende aportar una nueva herramienta que permitirá integrar información diversa y aportar una perspectiva más completa del efecto que tienen diferentes aspectos del paisaje sobre diferentes especies en esta zona, especies que a su vez pueden ser buenos indicadores de la diversidad general y de algunos servicios ecosistémicos (González González, 2020).

## **Antecedentes y sitio de estudio**

El sitio de estudio es la Villa de Zaachila (de ahora en adelante, simplemente Zaachila), un municipio de 81 km<sup>2</sup> en los Valles Centrales de Oaxaca, México. Ubicado al suroeste de la capital del estado, cuenta con cerca de 45,000 habitantes (INEGI, 2015). Las temperaturas anuales promedio oscilan entre los 16 y los 22 °C, y la precipitación anual promedio es de entre 600 y 899 mm. El municipio cuenta con dos áreas urbanas y algunos asentamientos humanos pequeños, una gran proporción de tierras agrícolas (cuya historia documentada se remonta más de 3500 años (Aguilar & Huebe, 1979)), y al este y oeste hay elevaciones montañosas, donde se pueden encontrar bosques de pino-encino y encino. Las áreas urbanas comprenden el 19 % del territorio, las áreas de bosque ocupan el 23 % del municipio, hay un 7 % que corresponde a pastizales inducidos y naturales y un 3 % a cuerpos de agua e invernaderos. El resto, 48 %, corresponde a tierras agrícolas. De estas tierras agrícolas, el 81.25 % es agricultura de temporal y el restante agricultura de riego (Urrutia-Cárdenas, 2019). Es importante resaltar aquí que la agricultura de riego en Oaxaca no es comparable con la agricultura de riego en algunas zonas del norte de México o en otras partes del mundo: El 46.11 % del riego en Oaxaca es riego por gravedad o riego manual (el 78.75 % de este tipo de riego se hace a través de canales de tierra). Del resto de la agricultura de riego, el 31.58 % utiliza sistemas de goteo y el 10.34 % sistemas de aspersión (ENA - INEGI, 2017). Además, mientras que en estados como Sinaloa, en donde el 93 % del maíz que se siembra es maíz híbrido sembrado en monocultivos con sistemas de riego (SIAP -

SAGARPA, 2018), en Zaachila estimamos que cerca del 40 % del total del maíz que se siembra se produce en zonas de riego, y de éste, aproximadamente la mitad es maíz híbrido (resultados de campo, 2019). En Zaachila, como en muchas otras zonas del país, una familia campesina en promedio trabaja o es dueña de aproximadamente 1 ha de tierra. Zaachila además cuenta con un mercado local histórico, donde cada jueves se reúnen personas campesinas tanto de Zaachila como de otras comunidades aledañas para comerciar los productos que siembran, como maíz, alfalfa, frijoles y cacahuates (Mora, 2017).

Las razones por la que se ha escogido trabajar en este municipio son la gran historia de manejo campesino que hay en la zona, además de que comparte características con otros paisajes agrícolas de algunas regiones de México, por lo que puede ser un buen modelo para estudiar dinámicas de paisajes campesinos en México e incluso quizá en otros contextos similares en América Latina. Esto es relevante sobre todo porque hasta la fecha los estudios de paisaje similares que se han hecho han sido predominantemente en regiones templadas, donde la historia de la tenencia de la tierra es muy distinta, así como también la composición, manejo y configuración del paisaje (Urrutia-Cárdenas et al., 2020).

### *3.1 Uso de suelo y vegetación en Zaachila*

Urrutia-Cárdenas (2019) elaboró un mapa de uso de suelo y vegetación del municipio de Zaachila, aplicando después diversas métricas de paisaje y análisis espaciales para poder caracterizarlo mejor. La autora encontró que esta región de Oaxaca tiene una gran heterogeneidad, sobre todo en su configuración, en comparación con otros paisajes agrícolas en Norte América. También encontró que la agricultura de temporal está distribuida de tal forma que se encuentra en contacto con todos los otros tipos de uso de suelo y vegetación, siendo entonces de suma importancia para la conectividad de todo el paisaje. De manera contraria, los parches de bosque son de los más grandes, se encuentran concentrados en dos áreas específicas y tienen poco contacto con el resto de la matriz (Urrutia-Cárdenas et al., 2020). Este trabajo sugiere entonces que, por su abundancia y ubicación en el paisaje, la agricultura podría fungir como una matriz con alta conectividad. Sin embargo, en dicho trabajo no se estudió cómo se encuentran distribuidos los diferentes tipos de manejo agrícola de la zona, los cuales a su vez pueden estar asociados a una mayor o menor permeabilidad y, por lo tanto, pueden favorecer o no la calidad de la matriz.

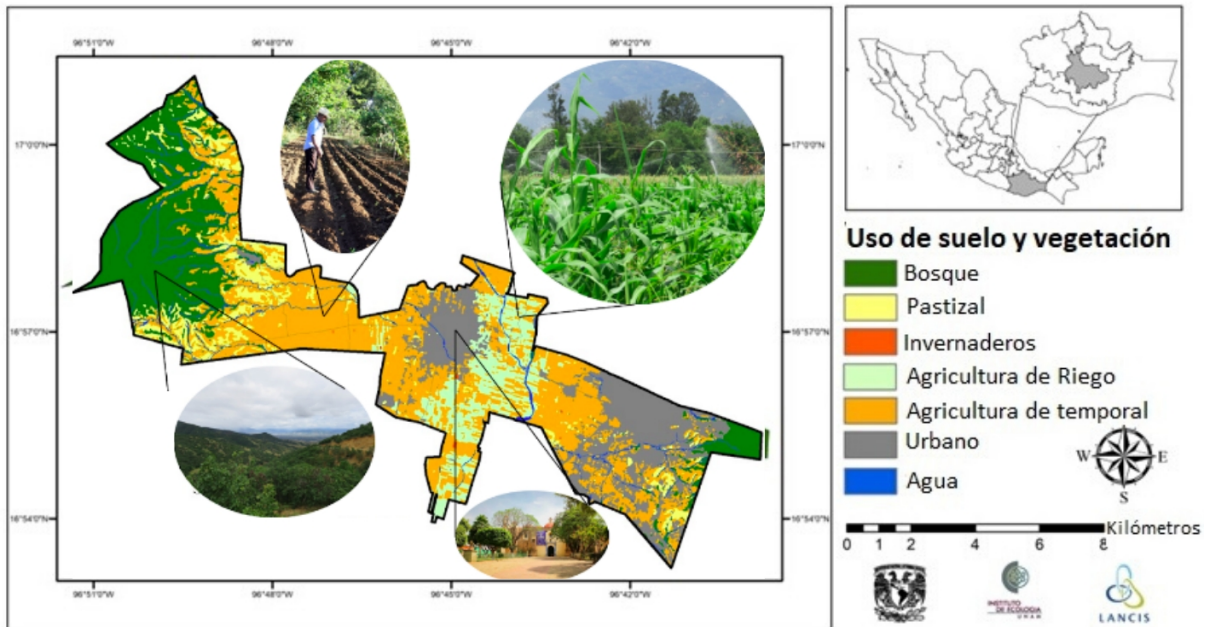


Figura 1. Mapa del uso de suelo y vegetación de Zaachila (Urrutia-Cárdenas, 2019). Los bosques abarcan el 23% del territorio, los pastizales el 7%. La agricultura de riego ocupa el 9% y el resto (39%) es agricultura de temporal. El 19% del territorio son zonas urbanas y menos del 3% cuerpos de agua.

### 3.2 Coleópteros como especies indicadoras

Con el fin de aportar elementos para el estudio del efecto de la matriz en especies distintas a los vertebrados, González González (2018) estudió la diversidad del orden Coleoptera en terrenos agrícolas con diferentes tipos de manejo agrícola en Zaachila.

Los coleópteros son un orden de insectos que proveen grandes servicios ecosistémicos, por lo que se considera que su conservación es prioritaria (Braga et al., 2013). Entre los servicios ecosistémicos que proveen, están la polinización, el control de plagas, la descomposición de materia orgánica y el soporte de redes tróficas (Losey et al., 2006). Además, son de los seres vivos más abundantes en el mundo (conforman cerca del 40% de los insectos y el 25% de los animales), son cosmopolitas y mantienen diversas interacciones ecológicas, lo cual los hace importantes reguladores de materia y energía (Ramírez-Ponce et al., 2019). Por si fuera poco, la presencia de coleópteros suele ser indicador de la presencia de otras especies, y se ha visto que su diversidad se correlaciona positivamente con variables ambientales como la complejidad de hábitat y la calidad del suelo, por lo que para estos grupos es importante adoptar perspectivas de paisaje en las medidas de conservación (Lassau et al., 2005; Escobar et al., 2008; Campanelly & Canali, 2012 en González González et al., 2020).

González González (2018) estudió las diferencias en la riqueza y abundancia de coleópteros en las parcelas dependiendo de su tipo de manejo. La autora diferenció nuevamente entre dos tipos de manejo, similar a la clasificación que mencionamos anteriormente (manejo intensivo, que aquí nos hemos referido como industrial y manejo campesino diversificado, que aquí hemos llamado tradicional). Encontró en total 32 familias y 121 morfoespecies. En sus resultados reporta que el municipio de Zaachila cuenta con un gradiente en el tipo de manejo que tienen las parcelas y este gradiente da como resultado distintos niveles de riqueza y abundancia de morfoespecies de coleópteros, siendo las parcelas tradicionales las que alojan más diversidad de coleópteros y se consideran por lo tanto más permeables. Basándose en las muestras obtenidas, González González



(2018) encontró que la familia Curculionidae era especialmente abundante en parcelas con tipo de manejo agroecológico, además de que su presencia estuvo positivamente correlacionada con una mayor riqueza general de morfoespecies del resto de los coleópteros muestreados. Debido a que estos coleópteros son comúnmente conocidos como gorgojos o picudos, y son fáciles de identificar, González González (2018) propuso a éstos como grupo indicador para estudiar más detalladamente su dinámica en la matriz agrícola de Zaachila.

En conclusión, sabemos que Zaachila cuenta con una larga historia de manejo agrícola, y que aún hoy día la mayoría de la agricultura aquí practicada es campesina de temporal. También sabemos que independientemente de si la agricultura es de temporal o de riego, Zaachila cuenta con una gran heterogeneidad en el tipo de manejo y eso resulta en un gradiente entre intensificación y tradicionalidad. A su vez, este gradiente da como resultado distintos niveles de riqueza y abundancia de morfoespecies de coleópteros, siendo las parcelas tradicionales las más permeables a la diversidad de coleópteros. Sin embargo, aún es necesario conocer la proporción y disposición espacial de los diferentes tipos de manejo agrícola en esta zona del país, a fin de entender cómo estos dos elementos (la proporción y disposición) afectan las dinámicas espaciales de los coleópteros en un paisaje como este. Saber esto permitirá además tener un mejor entendimiento de las características de paisaje necesarias para integrar la conservación de la biodiversidad y la producción agrícola en esta matriz específica y paisajes similares.

## **PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

*¿Cómo es la proporción y disposición espacial de los diferentes tipos de manejo agrícola y cómo afecta la dinámica espacial de coleópteros en un paisaje como el de Zaachila?*

*¿Qué características configuracionales de este paisaje agrícola contribuyen a lograr integrar la conservación de la biodiversidad y la producción agrícola en esta matriz específica y en distintos escenarios de cambio de uso de suelo?*

*¿Qué podemos aprender sobre este paisaje agrícola que nos guíe en el estudio de matrices agrícolas en otras regiones con agricultura campesina?*

## **OBJETIVOS**

- Probar el efecto que distintos escenarios de manejo y distintos tipos de uso de suelo con diversa permeabilidad tienen sobre las poblaciones de escarabajos tipo mediante un modelo computacional.
- Explorar diversas configuraciones de paisaje para experimentar con las características de paisaje necesarias para facilitar una conservación regional de estas especies tipo.

## **MÉTODO**

### **Descripción del Modelo**

Se construyó un modelo basado en agentes (MBA) utilizando la plataforma de software libre Netlogo (versión 6.1.0). A continuación se describe dicho modelo, siguiendo el protocolo ODD propuesto por Grimm y colaboradores (2010) para describir a los MBA. Dicho protocolo tiene como objetivo la estandarización de las descripciones de distintos MBA, con el fin de volverlos más entendibles y reproducibles. El protocolo consta de tres bloques (Información general, Conceptos de Diseño y Detalles), y cada bloque a su vez está dividido en un total de siete elementos.

El primer bloque, que consiste en la descripción del Propósito; Entidades, Variables de Estado y Escala; y Resumen de Procesos y Programación (¿qué pasa cuándo?), detalla toda la información general. En el segundo bloque se describen consideraciones estratégicas. En el último bloque se aclaran detalles técnicos específicos, incluyendo las Condiciones Iniciales; los Datos de Entrada; y los Submodelos.

Por último, se incluye una sección con información adicional sobre los escenarios modelados y las pruebas de calibración, sensibilidad y validación que se utilizaron.

## **1. Información general**

### **1.1 Propósito**

El propósito del modelo es estudiar el efecto que tiene tanto la configuración como la calidad (determinada por la proporción y distribución de los tipos de manejo agrícola y su permeabilidad asociada) de una matriz agrícola heterogénea en los Valles Centrales de Oaxaca sobre las dinámicas espaciales de escarabajos tipo a lo largo del tiempo. El objetivo es aportar con evidencia empírica a la discusión sobre las características de paisaje necesarias para lograr integrar la conservación de biodiversidad y la producción agrícola en un paisaje como el de Zaachila. El modelo está diseñado para científicos y estudiantes interesados en agroecología, ecología de paisajes y sistemas agroecológicos complejos. El código asociado al modelo quedará disponible públicamente en el repositorio de github asociado al laboratorio La Parcela: [https://github.com/laparcela/Modelo\\_Zaachila.git](https://github.com/laparcela/Modelo_Zaachila.git)

### **1.2 Entidades, variables de estado y escalas**

#### *1.2.1 Entidades*

El modelo contiene dos tipos de agentes: escarabajos tipo y parches de paisaje.

Los agentes escarabajos representan especies de escarabajos hipotéticos, aunque con características similares a las de escarabajos reportados en la zona de estudio (detalles en sección 3.3 - A), que pueden ser de dos tipos: Escarabajos que son característicos de zonas agrícolas, y escarabajos que se encuentran tanto en zonas boscosas como en zonas agrícolas y pastizales. Los dos tipos de escarabajos se mueven, reproducen y mueren a lo largo del tiempo con parámetros estimados de la literatura para el género *Phanaeus* (detalles en sección 3.3 - A.1 - II).

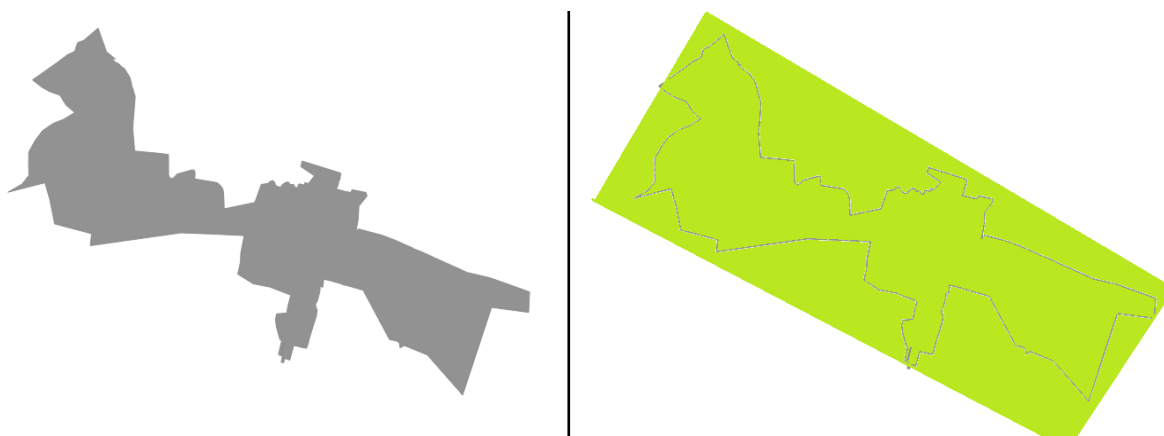
Los parches de paisaje representan cuadros de 400 m<sup>2</sup> (0.04 ha) y tienen uno de los siguientes tipos de uso de suelo: agricultura de riego, agricultura de temporal, bosque, pastizal, zona urbana o agua. Cada tipo de parche tiene a su vez diferentes probabilidades de supervivencia asociados, que se pueden interpretar como la permeabilidad que representan para las especies de coleópteros. Los parches de agricultura se diferencian entre sí dependiendo de su escala de manejo y por ende su calidad asociada (ver sección 3.3 - B para más detalles). Los escarabajos característicos de las zonas agrícolas tienen una mayor probabilidad de sobrevivir en los parches de tipo agrícola que en los otros tipos de parche. Los escarabajos que se encuentran en zonas boscosas, zonas agrícolas y pastizales sobreviven en las tres zonas. Para los dos tipos de escarabajos, los parches de paisaje de tipo agua y zonas urbanas representan áreas donde no son capaces de sobrevivir por tiempo prolongado (parches “no habitables”).

### 1.2.2 Variables de Estado

El modelo tiene cuatro variables de estado que se pueden modificar para explorar diferentes escenarios: Vagilidad de la especie en cuestión, Tipo de hábitat de la especie en cuestión, Proporción de cobertura urbana, Calidad de la Matriz Agrícola (proporción de tipos de manejo agrícola). Para la Vagilidad, se exploran dos tasas de dispersión distintas (vagilidad alta y baja), representando dos tipos de especies de escarabajos distintos (ver sección 3.3 - A.1 - II para más detalles). Para el Tipo de Hábitat, se exploran dos posibles hábitats que las especies de escarabajos podrían utilizar para llevar a cabo todas sus funciones ecológicas y biológicas: 1) [hábitat = agrícola], 2) [Hábitat = agrícola + bosque + pastizal] (ver sección 3.3 - A.1 - II para más detalles). Para la Cobertura Urbana, se explora el porcentaje de cobertura urbana actual (2019) y la proyección a 15 años según los datos de INEGI (2016) sobre las tasas de expansión urbana actuales (ver sección 3.3 - B.1 - I para más detalles). Para la Calidad de la Matriz, se exploran los porcentajes de la escala de manejo actuales de acuerdo a los resultados obtenidos en campo, así como también tres otros casos que van del extremo en el que se asume que el total de la matriz tiene un manejo completamente tradicional, al extremo en el que se asume que el total de la matriz tiene un manejo completamente industrializado (ver sección 3.3 - B.2 - II para más detalles).

### 1.2.3 Escalas

El modelo es espacialmente explícito. El universo representa un área de 182 km<sup>2</sup> en los alrededores del municipio de Villa de Zaachila, Oaxaca, el cual es una extensión del mapa elaborado por Urrutia-Cárdenas (2019).



*Figura 2. Del lado izquierdo, los límites políticos del municipio de Zaachila. Del lado derecho, los límites del polígono trazado para usar como universo del modelo. Para este nuevo polígono, las proporciones de uso de suelo varían ligeramente respecto al publicado por Urrutia (2019), siendo el área urbana ahora el 11 % del polígono (contra 19 % del mapa original); el área de agricultura el 56.27 % (contra 48 %), de la cual ahora el 79 % es agricultura de temporal (contra 81.25 %); los pastizales abarcan el 11.43 % (contra el 7%) y el bosque abarca ahora el 20.47 % del polígono (contra el 23 %). El porcentaje de agua es de alrededor del 1 %.*

Cada iteración del modelo representa un día. Las simulaciones se corren por 180 iteraciones, para representar el tiempo en que las hembras adultas de escarabajos sobreviven. El modelo se corre en una rejilla de 1053 x 465 donde cada celda representa 400 m<sup>2</sup> (0.04 ha).

### 1.3 Resumen de procesos y programación

Siguiendo como ejemplo el modelo de Fahrig (1997), en cada iteración, para cada escarabajo se asigna uno de tres posibles procesos de manera aleatoria: a) Movimiento, b) Reproducción, c) Mortalidad.

Los escarabajos a los que se les asigna el proceso a), se mueven con una probabilidad de 0.10 una distancia aleatoria con radio máximo determinado por la vagilidad de la especie tipo con la que se está trabajando. Los escarabajos a los que se les asigna el proceso b) se reproducen con una probabilidad que depende del caso de Calidad de la Matriz con la que se esté trabajando:

- Para el caso de la matriz de Calidad Baja, los escarabajos se reproducen con una probabilidad de 0.03 o 0.02 siempre y cuando se encuentren sobre un parche de agricultura industrial (ver sección 4.1 para más detalles).
- Para los otros cuatro casos, los escarabajos se reproducen con una probabilidad de 0.05 siempre y cuando se encuentren sobre un parche de agricultura tradicional.

Los escarabajos no se reproducen en ningún otro tipo de parche. Cada escarabajo que se reproduce produce sólo una nueva cría. Los escarabajos a los que se les asigna el proceso c) mueren dependiendo de la probabilidad de supervivencia asociada al parche en el que se encuentran en ese momento. A continuación, se evalúa si el número total de escarabajos por parche excede la capacidad de carga, y si sí, se muere el excedente.

Como las simulaciones corren en tiempos discretos, todas las variables de estado de los agentes se actualizan sincrónicamente.

### Conceptos de diseño

En este modelo, los agentes no presentan ningún tipo de comportamiento de adaptación, aprendizaje, predicción o sensación, ni cuentan con objetivos específicos. Tampoco se modelan interacciones entre los escarabajos, ni entre los parches de paisaje. A pesar de que la descripción de las propiedades o comportamientos emergentes que resultan del modelo suelen ser incluidas en esta sección en la mayoría de los protocolos ODD, en este trabajo se incluyen como parte de los resultados.

### 2.1 Heterogeneidad

Los diferentes tipos de agentes escarabajo se diferencian por los tipos de parches en los que pueden sobrevivir (tipo de hábitat), además de la distancia que son capaces de recorrer en cada iteración (vagilidad).

Tabla 1. Tipos de agentes escarabajo utilizados en el modelo.

Tipo de hábitat	Vagilidad
Agrícola	Alta
	Baja
Agrícola + bosque + pastizal	Alta
	Baja

Los diferentes tipos de agentes de parche se diferencian por su tipo de uso y la permeabilidad asociada que representan para los escarabajos tipo.

## 2.2 Estocasticidad

La posición inicial de los escarabajos es parcialmente aleatoria: se escogen 18,000 parches aleatorios con tipo de uso de suelo agrícola, pastizal o bosque y se genera en cada parche el número de escarabajos determinado por el tamaño de la población inicial.

La ubicación de los parches con manejo tradicional y manejo industrial dentro de los parches de agricultura es aleatoria, basándose en los porcentajes ponderados de ocurrencia (estimados a partir de la calidad de las parcelas asociadas a la agricultura de riego y de temporal documentada en campo) y el escenario con el que se está trabajando (ver sección 4.1).

La migración de los escarabajos es aleatoria, si bien sólo el 10% de los escarabajos se mueve en cada iteración con igual probabilidad para todas las direcciones.

Los parches hacia donde la Cobertura Urbana se expande es parcialmente aleatoria (ver sección 3.3 - B.2 - I para entender por qué).

## 2.3 Observaciones

Al final de las simulaciones se cuenta el número final de escarabajos vivos, así como también la ubicación en la que se encuentran éstos (¿En qué tipo de uso de suelo y qué tipo de manejo?).

## Detalles

### 3.1 Condiciones iniciales

El número de escarabajos iniciales se establece en 82 individuos por parche. Para la selección de este valor, se tomaron valores aleatorios superiores a la capacidad de carga (3 individuos por parche)<sup>2</sup> y se exploró el comportamiento de las poblaciones, tomando como referencia el que las poblaciones se mantuvieran por un mínimo de tiempo.

Con base en la información recabada en campo y en la literatura (ver sección 3.3 - A.1), la probabilidad de supervivencia en las zonas no favorables (urbano y agua) se establece en 0.10, mientras que la probabilidad de supervivencia en las otras zonas depende del escenario que se esté modelando (ver sección 4.1). La probabilidad de reproducción se establece en 0.02 o 0.03 para los parches de agricultura con manejo industrial si se está modelando el caso en donde la Matriz es de Calidad Baja, y en 0.05 para los parches de agricultura con manejo tradicional para los otros cuatro casos (ver sección 4.1 para detalles sobre los casos con los que se trabajaron). La probabilidad de reproducción se establece en 0 para todos los demás parches. La probabilidad de movimiento se establece en 0.10 para todos los tipos de parches. Para los escenarios en que se considera un aumento en la urbanización, la tasa de crecimiento urbano anual se establece en 0.48 %. Para crear el universo virtual, se utilizó el mapa elaborado por Urrutia-Cárdenas (2019), el cual se rasterizó e insertó en la interfaz del modelo ("landscape grid"). Finalmente, para correr el modelo adecuadamente, se debe escoger con qué población (vagilidad), en qué matriz (calidad) y en qué proyección de tiempo se desea trabajar (área urbana actual, o proyección a 15 años basándose en las tasas actuales), además de seleccionar la permeabilidad que cada tipo de parche representará para los escarabajos.

<sup>2</sup> Sólo bajo esta condición las poblaciones no colapsan inmediatamente.

## 3.2 Datos de entrada

El modelo utiliza el mapa elaborado por Urrutia-Cárdenas (2019) como universo, pero no utiliza datos de entrada para representar procesos que cambian a lo largo del tiempo.

## 3.3 Submodelos

Con el fin de volver el modelo lo más realista posible, el modelo cuenta con distintos submodelos que permiten reflejar características y datos tanto empíricos como teóricos de los agentes escarabajo y de los parches de paisaje. A continuación, se mencionan: a) los datos empíricos y teóricos utilizados para la caracterización de los escarabajos, b) los submodelos en los que estas características se ven reflejadas; c) los datos empíricos y teóricos utilizados para la caracterización de los parches de paisaje; d) los submodelos en los que estas características se ven reflejadas.

### A. Escarabajos

#### A.1 Datos empíricos y teóricos de los escarabajos

##### I. Proceso de selección de tipos de coleópteros a modelar

Se llevó a cabo una investigación de gabinete y revisión bibliográfica de los registros de coleópteros reportados para Valles Centrales de Oaxaca. Dicha revisión consideró los registros de las colecciones del jardín botánico de la UNAM, registros de la CONABIO, reportes faunísticos de Oaxaca, así como también la tesis de maestría de González González (2018) y el artículo de Ramírez-Ponce y colaboradores (2019). Nos interesaba identificar grupos con tasas de dispersión (vagilidad) distintas, que sin embargo fueran sensibles al tipo de manejo agrícola, a fin de estudiar diferencias en cuanto a posibilidad de migración y supervivencia en una misma matriz. Esto, con base en que diversos autores (Lindenmayer et al., 2009; Ramos et al., 2018) han señalado que la vagilidad de las especies puede determinar en gran medida el efecto de la matriz sobre la especie: Tscharrntke y colaboradores (2002) proponen que las especies con una mayor vagilidad serán menos afectadas por la calidad de la matriz, pues pueden recorrer mayores distancias en busca de los parches de hábitat que les permitan llevar a cabo sus ciclos de vida y requerimientos biológicos. Por otro lado, Larsen y colaboradores (2008) proponen que no sólo la vagilidad determina el efecto de la matriz sobre la especie, sino también la sensibilidad intrínseca que distintas especies tienen a la fragmentación de sus hábitats, esto último asociado normalmente a especies que son especialistas. Con ayuda del investigador Martín Zurita (taxónomo de la Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM, q.e.p.) se identificó el género *Phanaeus* dentro de la familia Scarabaeidae como grupo idóneo para considerarlo como escarabajo *tipo* a ser modelado, pues presenta cuatro características base que nos interesaban: a) se encuentra reportado con una abundancia diferencial en la agricultura tradicional e industrial por González González (2018) en las parcelas agrícolas de Zaachila, b) se encuentra reportado en los remanentes de vegetación adyacentes a Zaachila, c) su biología se encuentra relativamente bien estudiada, d) presenta características morfológicas fáciles de identificar en campo. Nos interesaba también la familia Curculionidae, por haber sido propuesta

como familia indicadora por González González (2018). Sin embargo, al ser una de las familias más diversas, resulta difícil encontrar características particulares que compartan todos los miembros de la familia. Ya que nos interesaba que nuestro modelo tuviera representatividad biológica, esta familia se descartó.

## II. Características biológicas del grupo.

Phylum: Arthropoda

Clase: Insecta

Orden: Coleoptera

Familia: Scarabaeidae

Género: *Phanaeus* (MacLeay, 1819)

El género *Phanaeus* es un género de escarabajos coprófagos grandes (llegan a medir hasta 25 mm de largo), con gran importancia ecosistémica debido a su papel en el reciclaje de nutrientes, así como dispersor de semillas secundario (Losey et al., 2006; Nichols et al., 2008; Braga et al., 2013). En agroecosistemas, su importancia radica también en la descomposición de heces de animales de tiro, como control de la dispersión de parásitos, así como en la mejora de la fertilidad del suelo, lo cual reduce la necesidad de utilizar fertilizantes sintéticos (Scholtz et al., 2009). Sin embargo, se ha visto que la riqueza de especies de este escarabeido y de otros coprófagos grandes disminuye en zonas agrícolas con manejo industrializado, así como también en zonas con gran fragmentación de hábitat o poca heterogeneidad en la matriz que rodea a los parches de vegetación primaria remanentes. Esto resulta en una propensión mayor a extinguirse que otras especies más pequeñas (Larson et al., 2008; Beynon et al., 2012; Braga et al., 2013; Sánchez-De-Jesús et al., 2015). Debido a esto, se ha propuesto como género indicador de agroecosistemas con manejo tradicional u orgánico (Scholtz et al., 2009; Pereira & Kohlmann, 2012).

En cuanto a su biología, el género *Phanaeus* se distingue por cavar túneles donde almacena su alimento y construye sus nidos. Su ciclo de vida está asociado a la temporada de lluvias/secas, anidando debajo del suelo en temporadas de lluvia (en México, de junio a noviembre, aproximadamente) y eclosionando durante la temporada de secas (noviembre a mayo). Presentan la mayor actividad durante la temporada de anidación, cuando los adultos se mueven en busca de alimento y recursos cada dos o tres días. El resto del tiempo permanecen dentro de sus túneles, por debajo de la superficie de la tierra (Hanski & Cambefort, 1991; Price & May, 2009). Se ha visto que las hembras pueden llegar a tener hasta tres ciclos de nidificación en un ciclo de vida, cada nido con tan poco como una cría y, dependiendo de la especie, pudiendo llegar a poner de tres hasta 12 huevos en total en una temporada, aunque al parecer la mayoría de las especies no son capaces de poner todos sus huevos al mismo tiempo (Price & May, 2009). Las especies de este género llegan a vivir hasta tres años, pero las hembras adultas suelen ser fértiles por tan sólo 180 días y poco después mueren (Hanski & Cambefort, 1991).

La selección de hábitat parece estar determinada por dos escalas espaciales: la macroescala, definida por la cubierta vegetal y el tipo de suelo (la textura y humedad pueden afectar su reproducción al reducir su capacidad de construir sus galerías); y la microescala, determinada por la disponibilidad de alimento (Fincher, 1973; Hanski & Cambefort 1991).

A pesar de su cuerpo pesado y compacto, las especies de *Phanaeus* son capaces de volar rápidamente y por tiempo prolongado (dependiendo de la especie, de 10 minutos hasta varias horas

por día) y con bastante control (Hanski & Cambefort, 1991; Price & May, 2009). Esto lo hacen para buscar su alimento, por lo que la mayoría de las veces vuelan cerca del suelo hasta que encuentran su comida.

Existen pocos estudios que detallen información sobre las densidades poblacionales de este grupo. Nuevamente Peck y Forsyth (1982) calculan que el total del tamaño poblacional de todas las especies de coprófagos en un bosque de 80 hectáreas podría ser un estimado de hasta 2,000 individuos por hectárea (Hanski & Cambefort, 1991). En otro estudio por Gámez y Mora (2000) se reportaron 141 individuos por hectárea de *Phanaeus prasinus* en un pastizal antrópico, 90 individuos por hectárea en un herbazal, 83 individuos por hectárea en el ecotono y 36 individuos por hectárea en un cafetal arbolado. Sin embargo, Larsen y colaboradores (2008) reportaron tan sólo una media de 3.59 individuos de esta misma especie en una extensión de 181 ha para una zona altamente perturbada (archipiélagos de bosque como consecuencia de la construcción de una presa). Estos mismos autores hacen la observación de que en general las especies de escarabajos coprófagos con vagilidad alta suelen tener densidades de población basales bajas, mientras que las especies de escarabajos coprófagos con vagilidad baja suelen tener densidades de población basales altas.

Se sabe muy poco sobre la vagilidad de los coprófagos, en gran parte por el hecho de que pasan grandes temporadas bajo tierra. Debido a esto, no se encontró información específica respecto a la movilidad del género *Phanaeus*. Un estudio de Hanski y Cambefort (1991) supone que las especies de coprófagos grandes con tasas de fecundidad bajas suelen tener tasas de dispersión bajas. Por lo mismo, Hanski y Simberloff (1997) propusieron que las poblaciones de este tipo de especies muestran estructuras metapoblacionales (Arellano et al., 2008). Por otro lado, Roslin (2001) reportó que a mayores escalas espaciales (escalas de paisaje), las especies de escarabajos grandes pueden presentar tasas de movimiento altas (utilizando a *Aphodius fossor* como referencia, detalló que el 18% de los coprófagos encontrados en un pastizal dado habían eclosionado en un pastizal distinto, siendo la distancia de dispersión media 625 m). Esta aparente contradicción podría deberse quizá ya sea a una ambigüedad en la definición de dispersión “baja” y “alta” dentro de este tipo de insectos, o a diferencias significativas entre especies. Entre los pocos otros estudios que existen en donde se detalla información sobre las distancias que este grupo de insectos son capaces de recorrer están el de Peck y Forsyth (1982), en donde señalan que algunas especies tropicales pueden llegar a moverse hasta 1 km cada dos días (Scholtz et al., 2009), y el estudio de da Silva y Medina-Hernández (2015), donde señalan que un grupo de distintas especies de coprófagos tropicales se mueven en promedio 90 m cada 48 horas. Tampoco se tiene mucha información sobre los motivos que afectan la dirección de la dispersión. Roslin y Viljanen (2011) sugieren que el movimiento de los escarabajos coprófagos puede estar influenciado por gradientes microclimáticos dentro de paisajes con macro-hábitats aparentemente similares (en este estudio, *Onthophagus gibbulus* mostró una tendencia dos veces mayor a moverse a las zonas más cálidas del paisaje con respecto a las zonas frías, aún cuando la distancia fuera la misma y estuviesen dentro del mismo macro-hábitat), pero en general la información con la que se cuenta hasta ahora respecto a este tema es limitada.

Hay diversos estudios que han buscado determinar el número máximo de días que distintas especies de insectos y específicamente escarabajos son capaces de sobrevivir en condiciones desfavorables, y el rango varía entre dos y seis días como máximo (Holter, 2000; Parry et al., 2006; Nagamine et al., 2016). No hay valores específicos reportados para *Phanaeus*.



## A.2 Incorporación de características biológicas al modelo - Submodelos para procesos relacionados a los escarabajos

Ramírez-Ponce y colaboradores (2019) reportan que los diferentes tipos de uso de suelo en Valles Centrales albergan diferentes comunidades de escarabajos de la familia Scarabaeidae. Ellos reportan que las comunidades encontradas en las zonas agrícolas son completamente distintas a las comunidades que habitan los bosques, pero dado que nos interesaba estudiar también escarabajos que quizá presentan hábitos distintos (según lo reportado por Favila y Halffter (1997)), decidimos trabajar con los siguientes dos grupos: a) escarabeidos especialistas que habitan y sobreviven sobre todo en zonas agrícolas, b) escarabeidos generalistas que son capaces de habitar y sobrevivir tanto en zonas boscosas como en zonas agrícolas y pastizales. Siguiendo lo reportado por Storck-Tonon y colaboradores (2020), para los dos tipos de escarabajos las zonas de agua y las zonas urbanas son zonas en donde los escarabajos no son capaces de sobrevivir por tiempo prolongado.

Se decidió utilizar dos de los valores de vagilidad reportados en la literatura para el género *Phanaeus*. El resultado es la representación de dos especies con vagilidades distintas (vagilidad alta y baja).

En la siguiente tabla se muestra cómo se integraron las demás características encontradas en la literatura.

Tabla 2. Características biológicas incorporadas al modelo.

	<b>Característica biológica</b>	<b>Correspondencia en el modelo</b>	<b>Parámetro</b>
1	Las hembras adultas sobreviven por 180 días (Hanski & Cambefort, 1991).	El modelo corre sólo 180 iteraciones.	-
2	Roslin (2001) reporta que el 18% de los coprófagos encontrados en un pastizal dado habían eclosionado en un pastizal distinto. Hanski y Cambefort (1991) reportan que durante la etapa de nidificación, los adultos presentan actividad cada dos o tres días.	En cada iteración del modelo, los agentes a los que se les asigna el proceso de Movimiento se mueven con una probabilidad de 0.10 (cada iteración representando un día).	-
3	Roslin y Viljanen (2011) sugieren que el movimiento de los escarabajos coprófagos puede estar influenciado por gradientes microclimáticos dentro de paisajes con macrohábitats aparentemente similares.	Debido a que no contamos con información sobre este tema en la zona, la vagilidad se representa como no dirigida (movimiento aleatorio, es decir, con igual probabilidad de ocurrir en todas direcciones).	-
4	da Silva & Medina-Hernández (2015) señalan que un grupo de distintas especies de coprófagos tropicales se mueven en promedio 90 mts cada 48 horas.	Los agentes se mueven a cualquiera de los parches vecinos (considerando segundos vecinos), representando un máximo de 45 m en línea recta cada día.	Vagilidad baja
5	Roslin (2001) calcula que algunas especies de coprófagos finlandeses grandes se mueven en promedio 625 mts.	Los agentes se mueven a cualquiera de los parches vecinos en un radio de 32 parches, representando un máximo de 625 m en línea recta cada día.	Vagilidad alta
6	Gámez y Mora (2000) reportaron 141 individuos por hectárea de <i>Phanaeus prasinus</i> en un pastizal antrópico, 90 individuos por hectárea en un herbazal, 83 individuos por hectárea en el ecotono y 36 individuos por hectárea en un cafetal arbolado. Sin embargo Larsen y colaboradores (2008) reportaron tan sólo una media de 3.59 individuos de	Debido a que el modelo cuenta con una tasa de reproducción diferente de cero, se establece una capacidad de carga por parche, para evitar que las poblaciones crezcan exponencialmente. Se hizo una prueba de sensibilidad para evaluar las diferencias entre las densidades reportadas en la literatura, y se optó por tomar el valor de 75 individuos por ha, o 3 individuos por parche (ver sección 4.2.2 - I para más	Capacidad de carga

	esta misma especie en una extensión de 181 ha.	detalles).	
7	El tiempo que los escarabajos son capaces de sobrevivir en condiciones desfavorables varía entre dos y seis días (Holter, 2000; Parry et al., 2006; Nagamine et al., 2016).	La capacidad de sobrevivir en condiciones desfavorables se incorpora como una probabilidad de supervivencia del 0.10 para los parches urbanos y de agua, con el fin de representar que los escarabajos no mueren inmediatamente en este tipo de parches (ver sección 12.3 para más detalles).	Supervivencia en zonas no favorables

## **B. Parches de Paisaje**

### *B.1 Datos empíricos y teóricos de los parches de paisaje*

#### *I. Expansión de la Cobertura Urbana y tendencias en el cambio de uso de suelo*

Nos interesaba evaluar el efecto que tendría la expansión urbana sobre la conectividad de la matriz. Para ello, modelamos dos casos (caso 2 y caso 3, ver sección 4.1 para más detalles) con cobertura urbana distinta, a partir de la información descrita a continuación.

Si bien se han hecho esfuerzos por contar con cartografía que refleje los cambios en el uso del suelo para el país, el material con el que se cuenta se ha realizado con criterios, objetivos y escalas diversas, por lo que hay grandes zonas del país para las que aún se tiene nula o poca información respecto a la dinámica de cambio de suelo en paisajes principalmente agrícolas (Torres-Rojo et al., 2016).

En el caso de la zona de los Valles Centrales, y según los datos del INEGI (INEGI serie III, 2010; INEGI Serie VI; 2016), entre los años 2010 y 2019 la tasa de aumento de cobertura urbana fue de 4.4 % (0.48 % anual). Sin embargo, las tasas de deforestación en esta región son menores a otras zonas del país, debido a que las zonas agrícolas y ganaderas se encuentran establecidas y relativamente bien consolidadas en las zonas bajas de la cuenca, y las zonas boscosas se encuentran sobre todo en las zonas altitudinales altas. Por esto, las causas de deforestación más comunes son la extracción de leña para autoconsumo y la tala clandestina (USAID et al., 2016). La conversión de las áreas de bosque deforestadas se da principalmente a agricultura de temporal, y en menor medida a pastizales. Por otro lado, la migración de la mano de obra fuera del medio rural causa de manera indirecta el abandono de las tierras agrícolas, que con el paso del tiempo y por procesos naturales se re-establecen primero como zonas de pastizal y después como áreas de reforestación (Velázquez et al., 2005).

Debido a la falta de proyecciones a futuro sobre esta zona del país, se tomó como referencia un estudio de Reynoso-Santos y colaboradores (2016) sobre la cuenca del río Metztlán (Hidalgo, México) que se hizo sobre los cambios de uso de suelo para el 2025. La cuenca, sobre todo la zona Sur, presenta características similares a nuestra zona de estudio, ya que también ahí la matriz se ve atravesada por un río, las zonas de agricultura de riego se encuentran cercanas a esta fuente de agua, las zonas urbanas se encuentran conglomeradas, y las zonas de bosques se encuentran asociadas a las partes más altas de la cuenca. Además, en las zonas de agricultura de riego se siembra sobre todo avena para forraje, mientras que en las zonas de agricultura de temporal es común encontrar maíz y frijol, tendencias similares a lo que ocurre en Zaachila. La proyección, basada en los cambios observados entre 2007 y 2013, toma en consideración que la proximidad física de una clase de uso de suelo existente influye sobre el cambio en el uso de suelo a futuro de otra clase. Así, si las zonas de abandono se encuentran adyacentes a las zonas urbanas, entonces hay una mayor probabilidad de que terminen formando parte de la mancha urbana. Según los resultados de este modelo, la agricultura de temporal, la agricultura de riego y el bosque experimentarán un decremento en su superficie. De manera contraria, los usos de suelo urbano, matorral y matorral erosionado (estos últimos dos equivalentes a los pastizales en nuestro estudio) mostrarán un incremento en su superficie. El estudio muestra que la expansión urbana no representa una amenaza para las zonas de bosque, ya que las áreas boscosas se encuentran sobre todo en las partes altas de la cuenca, donde el aspecto topográfico presenta una limitante para el crecimiento urbano. Tomando como base los resultados del estudio de Reynoso-Santos y colaboradores (2016), y nuestras propias observaciones realizadas durante el trabajo de campo (detalles en sección 3.3 - B.1; Urrutia-Cárdenas, 2019), se proponen las siguientes tendencias para el cambio en el uso de suelo para la zona de Zaachila.

## Tendencias en el cambio de uso de suelo en la zona de Zaachila

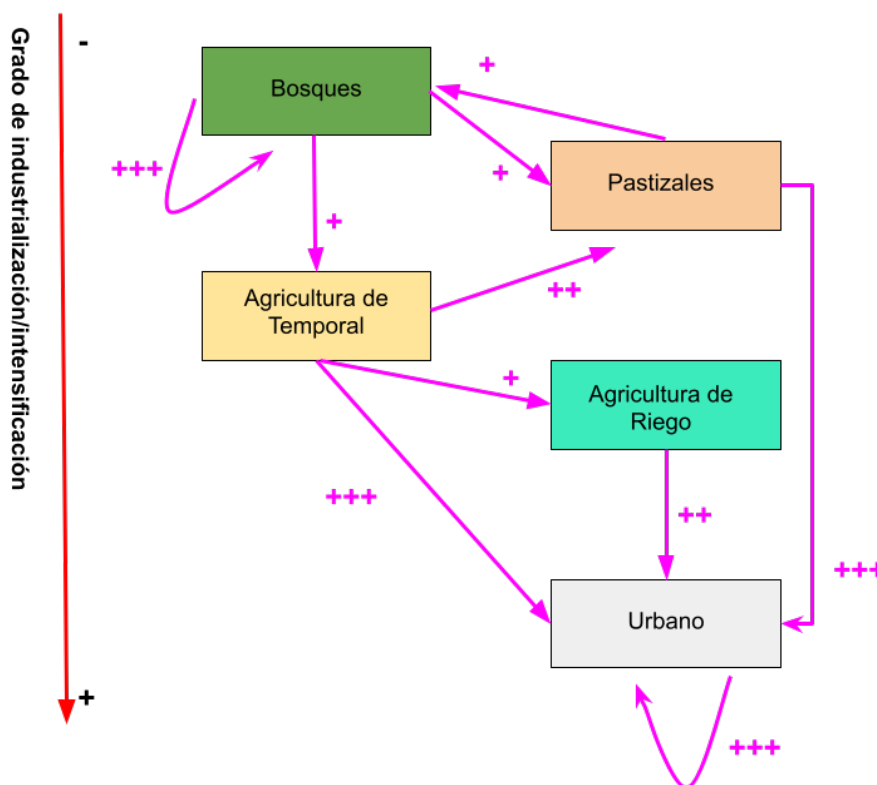


Figura 3. Tendencias propuestas en el cambio de uso de suelo para la zona de Zaachila, basadas en el estudio de Reynoso-Santos y colaboradores (2016) y nuestras observaciones de campo. Las flechas señalan la dirección de cambio, los signos de más la probabilidad de conversión. Se observa que los pastizales y las zonas de agricultura de temporal tienen una mayor tendencia a urbanizarse que las zonas de riego. De igual manera, las zonas de riego tienen una mayor tendencia a urbanizarse que las zonas de bosque.

### III. Distribución de los tipos de manejo agrícola en el paisaje: Trabajo de campo

Cabe mencionar que el mapa de uso de suelo y vegetación con el que contamos (Urrutia et al., 2020) distingue entre agricultura de riego y agricultura de temporal, pero sabemos que los tipos de manejo dentro de estas categorías es muy heterogéneo, pudiendo haber en ellas tanto manejos industriales como tradicionales (González González et al., 2020). Por ello, y dado que para asignar valores de permeabilidad a los parches de riego y temporal queríamos saber la proporción aproximada de parcelas de manejo industrial y tradicional a su interior, realizamos recorridos en campo orientados a hacer un muestreo de la ubicación de parcelas con diferentes tipos de manejo.

Para ello, dentro del polígono de 182 km<sup>2</sup> se seleccionaron las dos áreas más grandes donde la agricultura predomina. Utilizando el programa de QGIS, se trazaron dos polígonos y, dentro de éstos, se generaron 100 puntos aleatorios categorizados (50 puntos para las zonas de agricultura de temporal y 50 para las zonas de agricultura de riego), con una distancia mínima de 100 metros entre cada uno para evitar que hubiera más de un punto por parcela. Dentro de estos polígonos, hay áreas o secciones de distintos tamaños con el mismo tipo de uso de suelo. Se le pidió a QGIS que tanto para la agricultura de riego como para la agricultura de temporal nos arrojara 20 puntos en el área agrícola más grande, 10 puntos en la siguiente más grande, cinco puntos en las siguientes dos, y un punto en las siguientes diez áreas. Todas las demás áreas se dejaron sin puntos.

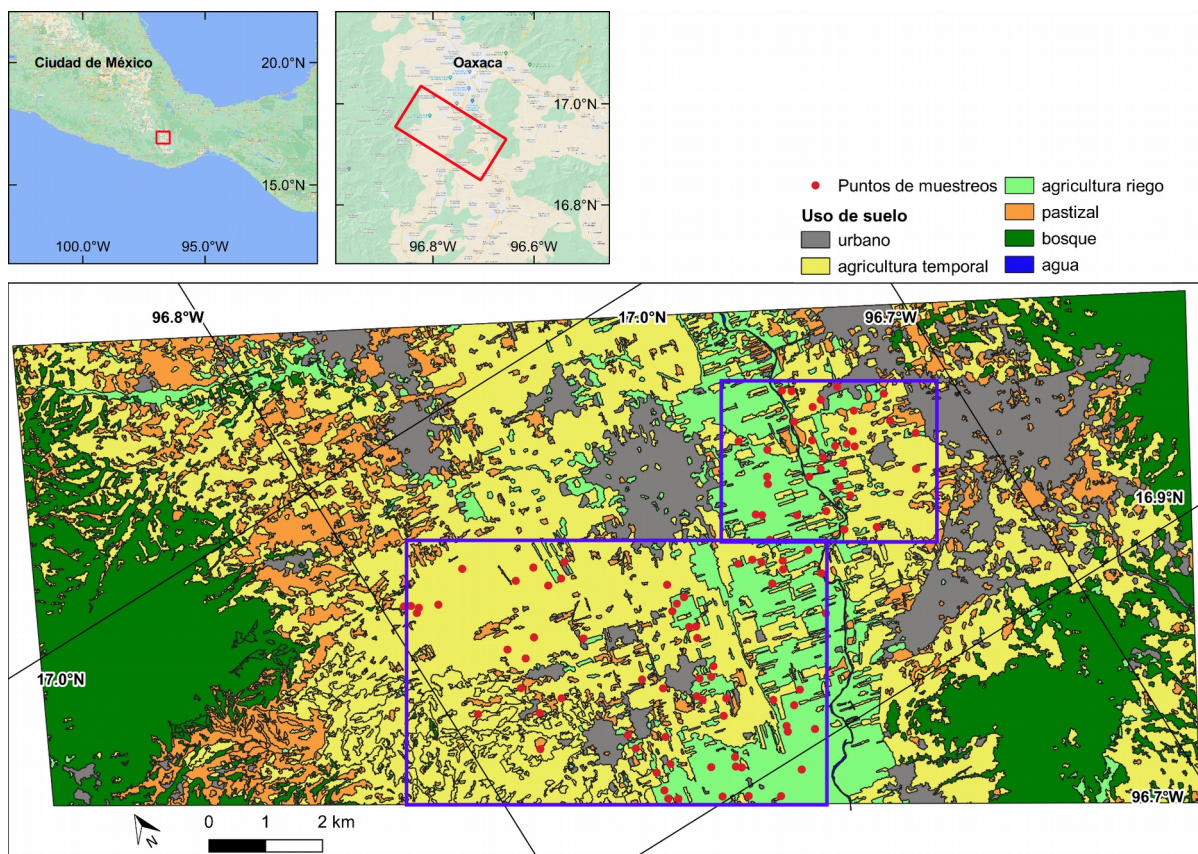


Figura 4. Mapa de uso de suelo y vegetación donde se señalan los dos polígonos seleccionados para llevar a cabo los muestreos de campo, por ser las zonas donde predomina la agricultura. Los puntos rojos dentro de los polígonos indican las parcelas muestreadas.

González González (2018) identificó diferentes características que ayudan a identificar o categorizar el grado de manejo que tienen las parcelas, y con base en eso elaboró una tipología. Para el trabajo de campo, seleccionamos cuatro de las características que más contribuyen a la diferenciación de los tipos de manejo y que eran fáciles de observar en recorridos extensos sin necesidad de realizar entrevistas: la presencia de variedades cultivadas nativas, la práctica de policultivo (más de un tipo de cultivo sembrado), la presencia de bordes manejados y la presencia de árboles en la parcela. Todas éstas suelen indicar un manejo más tradicional. Por el contrario, las parcelas en donde se siembran semillas exóticas o híbridas, donde sólo se practica el monocultivo, hay ausencia de bordes manejados o ausencia de árboles en la parcela, suelen indicar un manejo más industrializado.

Durante cinco días (31 de agosto a 7 de septiembre de 2019) recorrimos los puntos en Zaachila y alrededores, haciendo la caracterización visual de las diferentes parcelas<sup>3</sup>. Cabe mencionar que escogimos esta época del año por ser el final de la época de lluvias, y por tanto ser la época en donde se pueden observar cultivos bien desarrollados tanto en las parcelas de riego como en las de temporal.

De los 100 puntos elegidos al azar para muestrear en los recorridos, cuatro resultaron no ser parcelas de cultivo, cinco parcelas se encontraban en descanso, sin ningún cultivo sembrado en ese momento (tres de agricultura de riego y dos de agricultura de temporal) y 12 se encontraban completamente abandonadas (de las cuales cuatro eran parcelas en zonas de riego, y ocho eran

<sup>3</sup> Ver en el Anexo 1 las cartas firmadas por los municipios en donde se nos autorizó hacer estos recorridos.

parcelas en zonas de temporal). Decidimos eliminar estos puntos de la base de datos, de manera que nos quedamos con 38 puntos para parcelas en zonas de temporal y 41 puntos para parcelas en zonas de riego.

Se asignaron valores de 0 y 1 a cada una de las cuatro variables observadas para cada parcela. En los seis casos en donde se encontró una combinación de variedades nativas y exóticas (dos en agricultura de temporal y cuatro en riego), se decidió dar el valor de 0.5.

Tabla 3. Valores utilizados para las cuatro variables observadas por parcela durante los recorridos de campo.

Policultivo	1	Monocultivo	0
Variedad nativa	1	Variedad exótica	0
Borde manejado	1	Sin borde	0
Árboles presentes	1	Sin árboles	0

Debido a que González González (2018) encontró diferencias en el peso que cada una de estas variables tenían sobre la tipología (i.e, la variable “policultivo” contribuye con un coeficiente mayor a explicar el grado de manejo que la variable “borde manejado”; “Borde manejado” contribuye con un coeficiente mayor a explicar el grado de manejo que la variable “árboles”, y esta última contribuye con un coeficiente mayor a explicar el grado de manejo que la variable “variedades nativas”), se decidió multiplicar los valores de la tabla anterior por una constante  $K$  obtenida de González González (2018), de tal forma que estas diferencias se vieran reflejadas (0.872 para policultivo, 0.662 para borde manejado, 0.633 para árboles, y 0.462 para variedades nativas). Por último, para facilitar la interpretación, se reescaló para que los valores estuvieran comprendidos entre  $[0,1]$ . Dado que las variables son independientes, el resultado es un gradiente o escala de manejo (Tabla 4).

Tabla 4. Escala de manejo que describe la variedad de las parcelas muestreadas durante los recorridos de campo. Dicha escala se obtuvo a partir de los valores utilizados en la tipología propuesta por González González (2018), tomando como referencia sólo cuatro variables.

Posición en el Intervalo de manejo	Clave	Interpretación
<b>1</b>	<b>PBAC</b>	Parcelas en donde se encontraron policultivos, bordes manejados, árboles y variedades nativas.
<b>0.912</b>	<b>PBACE</b>	Parcelas en donde se encontraron policultivos, bordes manejados, árboles, y una combinación entre variedades nativas y exóticas.
<b>0.759</b>	<b>PBC</b>	Parcelas en donde se encontraron policultivos, bordes manejados y variedades nativas.
<b>0.748</b>	<b>PAC</b>	Parcelas en donde se encontraron policultivos, árboles y variedades nativas.
<b>0.671</b>	<b>PBCE</b>	Parcelas en donde se encontraron policultivos, bordes manejados, y una combinación entre variedades nativas y exóticas.
<b>0.660</b>	<b>PACE</b>	Parcelas en donde se encontraron policultivos, árboles, y una combinación entre variedades nativas y exóticas.

0.583	PB	Parcelas en donde se encontraron policultivos y bordes manejados.
0.572	PA	Parcelas en donde se encontraron policultivos y árboles.
0.507	PC	Parcelas en donde se encontraron policultivos y variedades nativas.
0.492	BA	Parcelas en donde se encontraron bordes manejados y árboles.
0.427	BC	Parcelas en donde se encontraron bordes manejados y variedades nativas.
0.419	PCE	Parcelas en donde se encontraron policultivos y una combinación entre variedades nativas y exóticas.
0.416	AC	Parcelas en donde se encontraron árboles y variedades nativas.
0.251	B	Parcelas en donde sólo se encontraron bordes manejados.
0.240	A	Parcelas en donde sólo se encontraron árboles.
0.175	C	Parcelas en donde sólo se encontraron variedades nativas.
0	N	Parcelas en donde no se encontró ninguna de las variables asociadas al manejo tradicional.

A partir de la escala anterior, se observa que el 1 y el 0 representan los dos extremos, siendo el 1 la combinación de prácticas más tradicional posible, y el 0 la ausencia de todas estas prácticas, y por ende representa el manejo más industrializado. Los valores comprendidos entre 0 y 1 representan distintos grados de manejo tradicional, dependiendo de la combinación de las variables.

En la gráfica siguiente, se muestran las frecuencias encontradas a partir de los recorridos de campo, haciendo la distinción entre los cultivos de riego y los de temporal.

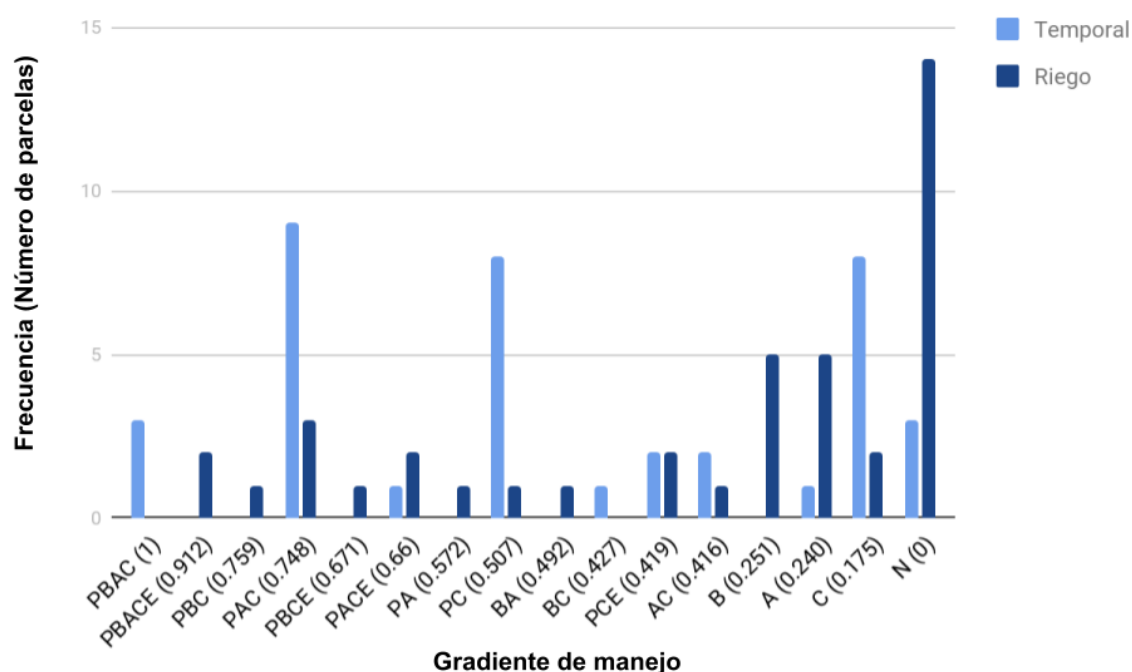


Gráfico 1. Se muestran las frecuencias de los tipos de manejo de las parcelas que visitamos durante los



*recorridos de campo, siguiendo la lógica de la escala de manejo presentada en la tabla anterior. Del lado izquierdo se encuentran las combinaciones de prácticas más cercanas al manejo tradicional, mientras que del lado derecho se encuentran las combinaciones de prácticas que más reflejan el manejo industrializado. Se hace la distinción también, entre las parcelas de agricultura de riego, y las parcelas de agricultura de temporal.*

Resulta interesante observar que mientras que para las parcelas de agricultura de temporal su grado de manejo tradicional está sobre todo ligado al uso de semillas nativas (vemos que las combinaciones que abarcan los porcentajes mayores son: Contar con todas las prácticas tradicionales; contar con policultivos, árboles y semillas nativas; contar con policultivos y semillas nativas; o utilizar semillas nativas), para las parcelas de agricultura de riego hay una mayor heterogeneidad entre las determinantes del manejo tradicional y a pesar de que en las parcelas con riego sí llegamos a encontrar maíces nativos, estos se encontraron en menor proporción.

En las parcelas de riego con manejo industrial, los cultivos predominantes son los maíces híbridos, y la alfalfa. En las parcelas de temporal con manejo industrial, sólo los maíces híbridos son frecuentes. Para las parcelas de riego, y comparado con las parcelas de temporal, las variables que determinan el grado de manejo tradicional son más frecuentemente la presencia de bordes manejados y de árboles que la presencia de semillas nativas. Esto se puede explicar en gran medida por la disponibilidad de agua, que no nada más les permite diversificar sus cultivos, sino que además permite sembrar semillas que requieren una mayor cantidad de agua (como es el caso de la mayoría de las semillas exóticas en Zaachila).

De manera general las parcelas con agricultura de temporal tienden a tener un manejo notablemente más tradicional que las parcelas con agricultura de riego. El gráfico 2 permite observar que dos terceras partes de las parcelas con agricultura de temporal presentan un manejo cercano al tradicional (tomando como punto de referencia la presencia de por lo menos dos de los criterios asociados al manejo tradicional = el valor de 4.16). No es el caso en las parcelas de agricultura de riego (gráfico 3), en donde sólo poco más de un cuarto de las parcelas sigue un manejo más tradicional. Por otro lado, se observa que el 7.9 % de las parcelas de temporal muestreadas no presenta ninguna de las características asociadas al manejo tradicional, porcentaje que contrasta contra el 34.1 % de las parcelas de riego.

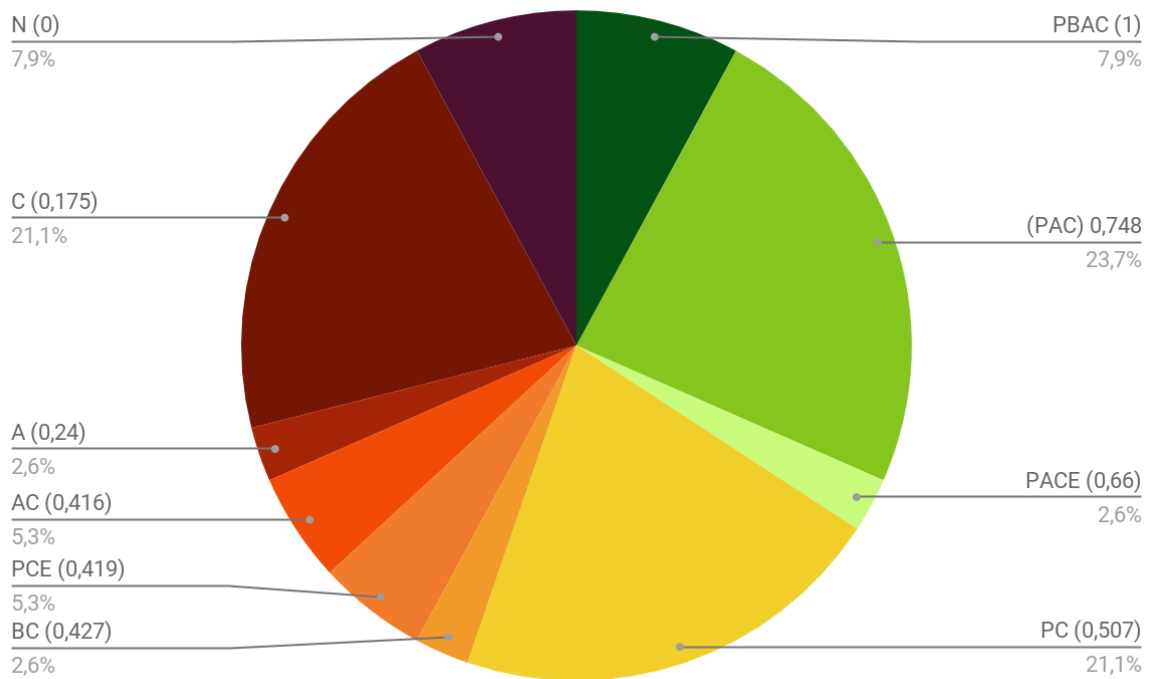


Gráfico 2. Proporciones del tipo de manejo según los resultados de campo para la Agricultura de Temporal (n=38).

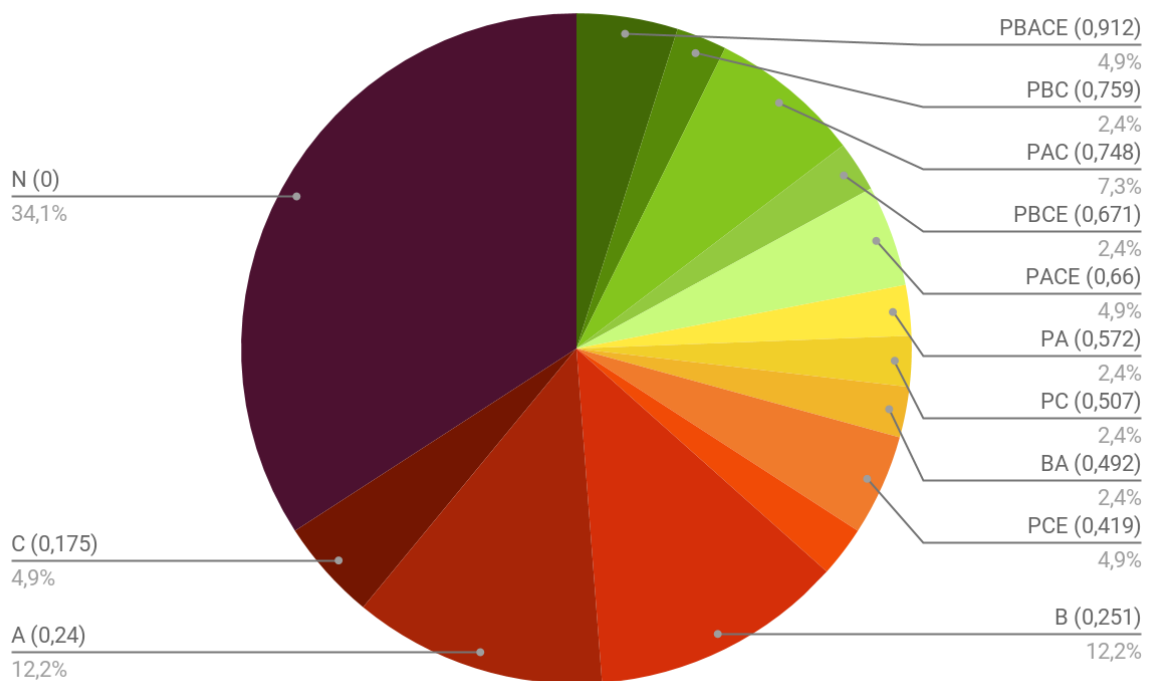


Gráfico 3. Proporciones del tipo de manejo según los resultados de campo para la Agricultura de Riego (n=41).

En la siguiente imagen (Imagen 1) se pueden contrastar las diferencias entre una parcela de temporal con manejo completamente tradicional, contra una parcela de temporal con manejo industrial.

En las parcelas de temporal con más de un cultivo, además de maíz y calabaza llegamos a encontrar parcelas con frijol, cacahuate, jícama, nopal, maguey, nogal, cítricos, palma, árboles frutales, jamaica, zapote y cempazúchitl.



*Imagen 1. Del lado izquierdo, parcela con manejo completamente tradicional. Se observa la presencia de policultivo (en este caso combinación de maíz y calabaza), variedades criollas, presencia de árboles y borde manejado. Del lado derecho, parcela con manejo industrial. No hay ninguna de las características asociadas al manejo tradicional, incluyendo el hecho de que el maíz es maíz híbrido.*

La imagen 2 permite contrastar las diferencias entre una parcela de riego con manejo tradicional, contra una parcela de riego con manejo industrial.



*Imagen 2. Del lado izquierdo, parcela con manejo tradicional. Se observa la presencia de policultivo y combinación de variedades criollas y exóticas (la mitad de la parcela tiene sembrado frijol, la otra alfalfa), al fondo de la parcela hay árboles y borde manejado. Del lado derecho, parcela con manejo industrial. No hay ninguna característica asociada al manejo tradicional, el cultivo es alfalfa.*

En las parcelas de riego con policultivos, además de maíces nativos pudimos observar aguacate, jícama, frijol, cacahuate, nogal, “pasto johnson”, otro cultivo para forraje que los campesinos de la región llamaban “maria-alfalfa”, alfalfa, carrizo, calabaza, diversos árboles frutales, caña, plátano y papaya.

## *B.2 Submodelos para los procesos relacionados a los parches de paisaje*

### *I. Incorporación de la Expansión Urbana y tendencias en el cambio de uso de suelo al modelo*

Suponiendo que la tasa anual de cobertura urbana para el municipio de Zaachila se mantiene en 0.48 % durante los próximos 15 años, se calcularon los porcentajes de cobertura urbana para el polígono del modelo en una proyección a 15 años.

Tabla 4. Porcentajes de cobertura urbana dependiendo de la proyección temporal que se utiliza en el modelo.

Proyección	Actual	15 años
<b>Porcentaje de cobertura urbana en el polígono</b>	11 %	18.2 %

Sin embargo, como no contamos con datos específicos sobre las probabilidades de conversión de un tipo de uso de suelo al otro, en el modelo se decidió hacer la simplificación de que todos los tipos de uso de suelo tienen la misma probabilidad de urbanizarse, con la única condición de que los parches adyacentes a zonas urbanas ya existentes son los primeros en urbanizarse.

#### IV. Incorporación de la caracterización en campo al modelo

Recordemos que los recorridos en campo tenían como objetivo caracterizar la distribución de la agricultura tradicional e industrializada en los parches de agricultura de riego y de temporal que están definidos en el mapa de uso de suelo y vegetación. Esto, con el fin de asignar valores informados de calidad o permeabilidad a estos parches. Por cuestiones de tiempo y para reducir las combinaciones posibles, decidimos simplificar los resultados de campo distinguiendo sólo entre dos valores de calidad: todas las parcelas con valores por encima de [0.416] tomaron el valor de [calidad alta = manejo tradicional], y todas las parcelas con valores por debajo o igual que [0.416] tomaron el valor de [calidad baja = manejo industrial]. Se decidió tomar este valor como el punto de corte por ser el punto a partir del cual hay por lo menos dos variables determinando el grado de tradicionalidad. Una vez hecha esta simplificación, mediante el modelo se exploraron cuatro combinaciones de tipos de manejo en la escala del paisaje, las cuales permiten explorar y contrastar el efecto en la biodiversidad de diversos escenarios de manejo a nivel regional. La siguiente tabla resume esta información.

Tabla 5. Tipos de manejo incorporados al modelo.

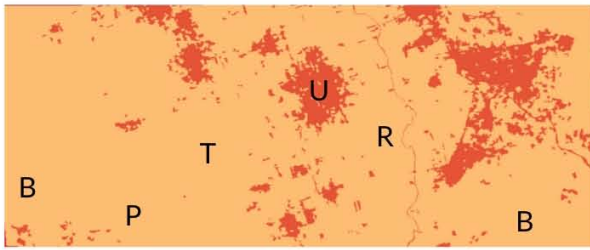
Combinatoria de manejo	Valor
El 32 % de las parcelas de temporal tienen manejo industrializado [calidad baja] y el 68% de las parcelas de temporal tienen manejo tradicional [calidad alta]. El 63% de las parcelas de riego tienen manejo industrializado [calidad baja] y el 37% de las parcelas de riego tienen manejo tradicional [calidad alta].	Matriz actual
Matriz hipotética en la que el 100% de las parcelas de riego y el 100% de las parcelas de temporal muestran un valor de [calidad alta] en el tipo de manejo (completamente tradicional).	Matriz de calidad alta
Matriz hipotética en la que el 100% de las parcelas de riego y el 100% de las parcelas de temporal muestran un valor de [calidad baja] en el tipo de manejo (completamente industrializado).	Matriz de calidad baja
Matriz hipotética en la que el 100% de las parcelas de riego muestran un valor de [calidad baja = manejo industrial] y el 100% de las parcelas de temporal muestran un valor de [calidad alta = manejo tradicional].	Matriz contrastante

Las cuatro combinaciones de tipos de manejo resultan en cuatro casos distintos (Caso 1, 3, 4 y 5 - sección 4.1 para más detalles), a fin de tener representados tanto el extremo en el que se asume

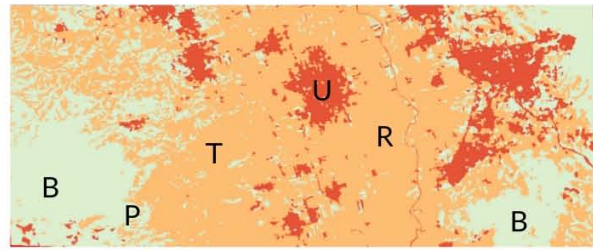
que el total de los parches agrícolas tiene un manejo industrializado, hasta el extremo en el que se asume que el total de los parches agrícolas tiene un manejo tradicional. Además, se probó un caso con una composición distinta (Caso 2), para probar el efecto del aumento de las áreas urbanas sobre el total de la matriz.

En los paneles siguientes (Figura 5) se pueden observar los cinco casos con los que se trabajó en el modelo. Se muestran las matrices para los hábitats correspondientes a los dos tipos de escarabajo, ejemplificando dos escenarios con permeabilidades distintas para cada hábitat (un escenario de menor permeabilidad, y otro de mayor permeabilidad).

Caso 1 - Matriz de Calidad Baja - [Hábitat = agrícola]

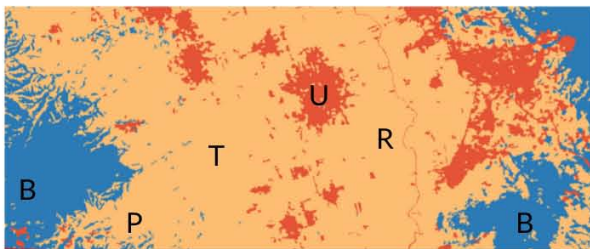


Permeabilidad baja

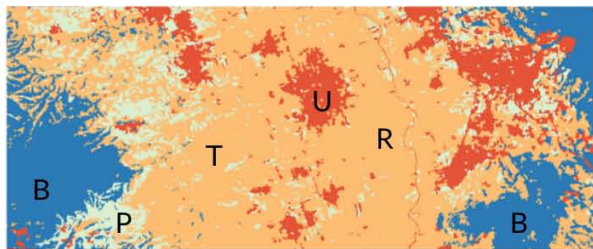


Permeabilidad alta

Caso 1 - [Hábitat = agrícola + bosque + pastizal]



Permeabilidad baja

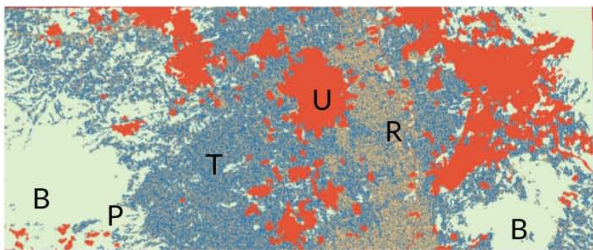


Permeabilidad alta

Caso 2 - Matriz con proyección a 15 años - [Hábitat = agrícola]

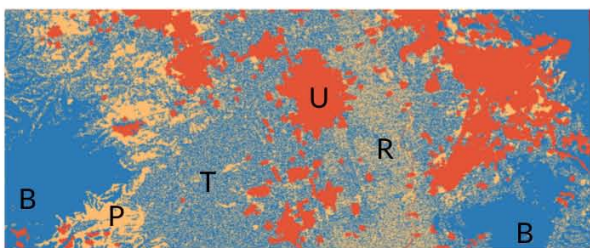


Permeabilidad baja

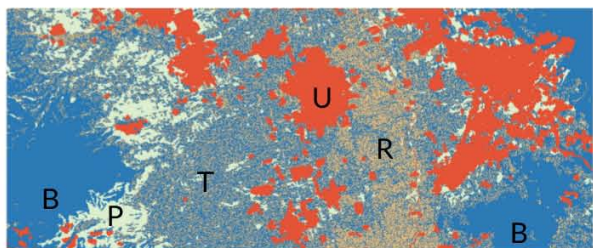


Permeabilidad alta

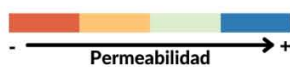
Caso 2 - [Hábitat = agrícola + bosque + pastizal]



Permeabilidad baja

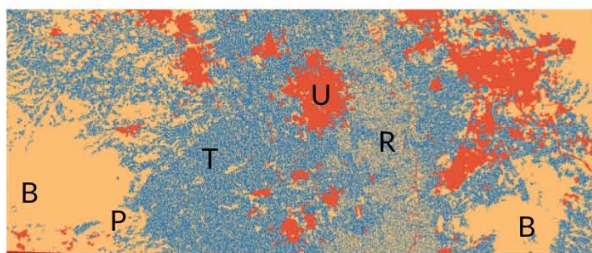


Permeabilidad alta

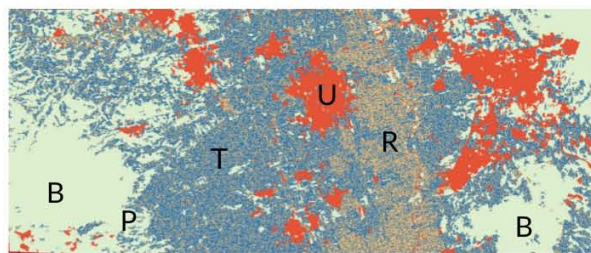


B bosque, P pastizal, U Asentamiento Urbano, T agricultura de Temporal, R agricultura riego

Caso 3 - Matriz Actual - [Hábitat = agrícola]

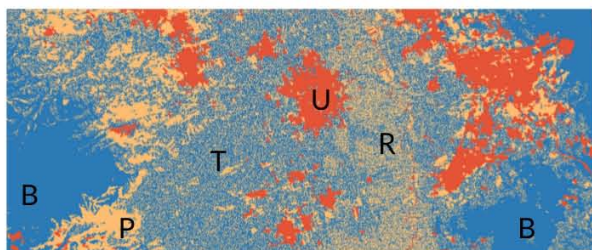


Permeabilidad baja

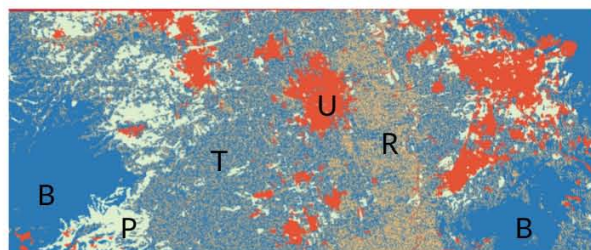


Permeabilidad alta

Caso 3 - [Hábitat = agrícola + bosque + pastizal]

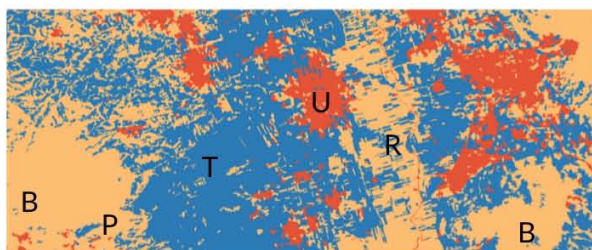


Permeabilidad baja

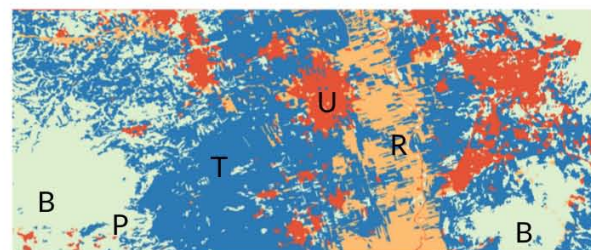


Permeabilidad alta

Caso 4 - Matriz con Calidad Contrastante - [Hábitat = agrícola]

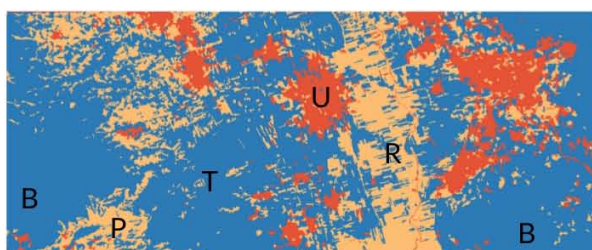


Permeabilidad baja

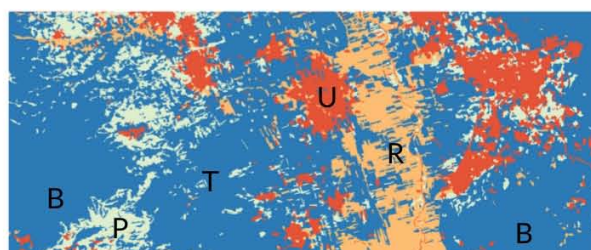


Permeabilidad alta

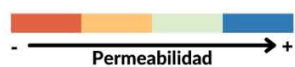
Caso 4 - [Hábitat = agrícola + bosque + pastizal]



Permeabilidad baja

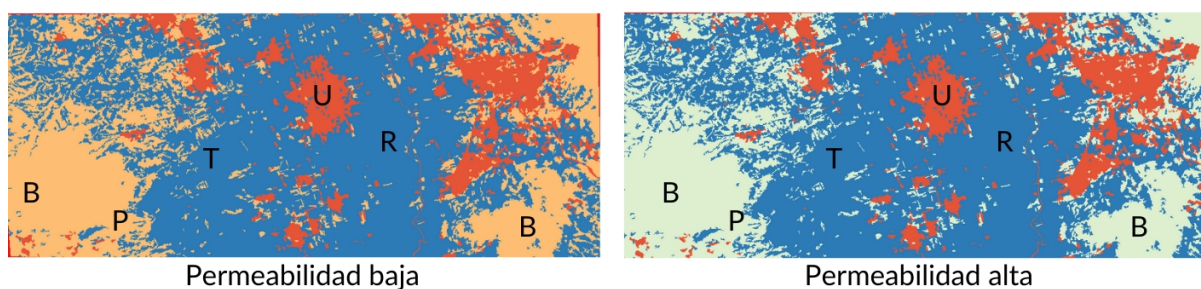


Permeabilidad alta



B bosque, P pastizal, U Asentamiento Urbano, T agricultura de Temporal, R agricultura riego

Caso 5 - Matriz de Calidad Alta - [Hábitat = agrícola]



Caso 5 - [Hábitat = agrícola + bosque + pastizal]

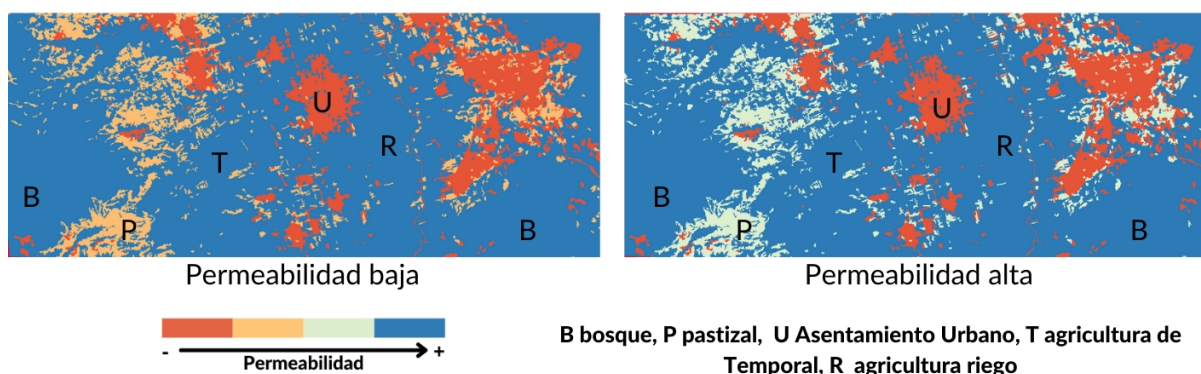


Figura 5. Ejemplificación visual de los cinco casos con los que se trabajó en el modelo. Se muestran las matrices para los dos hábitats, ejemplificando dos escenarios con permeabilidades distintas para cada hábitat (un escenario de menor permeabilidad, y otro de mayor permeabilidad).

La Figura 5 también permite resaltar la forma en que la calidad general de la matriz cambia a lo largo de los cinco casos (i.e, en el primer caso, predominan los parches de permeabilidad baja. En el último caso, los parches de permeabilidad baja se encuentran conglomerados en zonas específicas). La siguiente figura (Figura 6) muestra la proporción entre los dos tipos de manejo agrícola para los cinco casos. Como se puede observar, el caso que corresponde a la matriz con la configuración actual o real (basada en la incorporación de los resultados de campo), se encuentra a la mitad de la escala de intensificación.

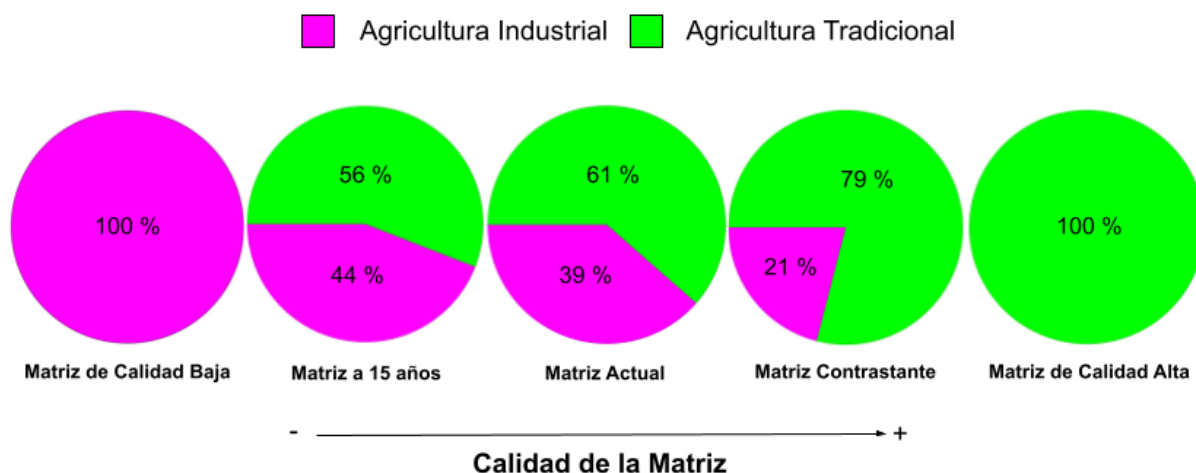


Figura 6. En el modelo trabajamos con cinco casos para representar un espectro de escenarios, empezando con



uno donde se asume que el total de la matriz cuenta con poca permeabilidad, y acabando con uno donde se asume que el total de la matriz cuenta con alta permeabilidad. La figura muestra la proporción entre los dos tipos de manejo agrícola para los cinco casos (basado en la sección 3.3 - B.2 - II ).

V. Probabilidades de supervivencia por tipo de parche (permeabilidad de los parches)

Para reflejar la afinidad que los distintos tipos de escarabajos tienen al tipo de hábitat, se asigna una probabilidad de supervivencia/permeabilidad a cada tipo de parche. Para los escarabajos que sobreviven predominantemente en zonas agrícolas, los parches agrícolas tienen probabilidades de supervivencia más altas que los parches de pastizal y bosque. Para los escarabajos que sobreviven en bosques, pastizales y zonas agrícolas, los parches de agricultura siguen teniendo una probabilidad de supervivencia mayor que los parches de pastizal y bosque, pero la diferencia es menor que en el anterior caso. Para ambos tipos de hábitat las probabilidades de supervivencia para los parches urbanos y de agua son menores comparadas con el resto de los tipos de parches (ver sección 4.1 para consultar valores exactos utilizados en cada escenario).

Basándonos en los valores utilizados en los modelos de González González y colaboradores (2016) y Ramos y colaboradores (2018), para la probabilidad de supervivencia se probaron escenarios con valores de 0.60, 0.90 y 1.00 para los parches de hábitat ideal y valores de 0.10, 0.20, 0.30 para los parches que representan zonas menos favorables. Estos valores se traducen en permeabilidades altas, medias o bajas dependiendo del caso y escenario que se está modelando, como se muestra en la tabla 6.

Tabla 6. Valores de Permeabilidad para los distintos escenarios explorados con el modelo (ver sección 4.1 para más detalles). En el nombre de los casos, el número después del decimal hace referencia al hábitat. Todos los valores se probaron para ambos tipos de escarabajos (ver sección 4.1 para más información).

	Probabilidad supervivencia	0.1	0.2	0.3	0.6	0.9	1.0
<b>Caso 1.1 Matriz de calidad baja para hábitat agrícola</b>	Agricultura tradicional	-	-	-	-	-	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	Baja	Alta	-	-
	Zonas Urbanas	Baja	-	-	-	-	-
	Agua	Baja	-	-	-	-	-
<b>Caso 1.2 Matriz de calidad baja para hábitat agrícola, bosque y pastizal</b>	Agricultura tradicional	-	-	-	-	-	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	-	-	Media alta	Alta
	Zonas Urbanas	Baja	-	-	-	-	-

	Agua	Baja	-	-	-	-	-
Caso 2.1 Matriz con proyección a 15 años para hábitat agrícola	Agricultura tradicional	-	-	-	-	Media alta	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	Baja	Alta	-	-
	Zonas Urbanas	Baja	Alta	-	-	-	-
	Agua	Baja	-	-	-	-	-
Caso 3.1 - Matriz actual para hábitat agrícola	Agricultura tradicional	-	-	-	-	-	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	-	-	Media alta	Alta
	Zonas Urbanas	Baja	Alta	-	-	-	-
	Agua	Baja	-	-	-	-	-
Caso 2.2 Matriz con proyección a 15 años para hábitat agrícola, bosque y pastizal	Agricultura tradicional	-	-	-	-	-	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	-	-	Media alta	Alta
	Zonas Urbanas	Baja	Alta	-	-	-	-
	Agua	Baja	-	-	-	-	-
Caso 3.2 - Matriz actual para hábitat agrícola, bosque y pastizal	Agricultura tradicional	-	-	-	-	Media alta	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	-	-	Media alta	Alta
	Zonas Urbanas	Baja	Alta	-	-	-	-
	Agua	Baja	-	-	-	-	-
Caso 4.1 - Matriz contrastante para hábitat agrícola	Agricultura tradicional	-	-	Baja	Media baja	Media alta	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	Baja	Alta	-	-
	Zonas Urbanas	Baja	-	-	-	-	-
	Agua	Baja	-	-	-	-	-
Caso 5.1 - Matriz de calidad alta para hábitat agrícola	Agricultura tradicional	-	-	Baja	Media baja	Media alta	Alta
	Agricultura industrial	-	-	Baja	-	-	-
	Pastizal	-	-	Baja	Alta	-	-
	Bosque	-	-	Baja	Alta	-	-
	Zonas Urbanas	Baja	-	-	-	-	-
	Agua	Baja	-	-	-	-	-

<b>Caso 4.2 Matriz contrastante para hábitat agrícola, bosque y pastizal</b>	<b>Agricultura industrial</b>	-	-	Baja	-	-	-
	<b>Pastizal</b>	-	-	Baja	Alta	-	-
	<b>Bosque</b>	-	-	-	-	Media alta	Alta
<b>Caso 5.2 Matriz calidad alta para hábitat agrícola, bosque y pastizal</b>	<b>Zonas Urbanas</b>	Baja	-	-	-	-	-
	<b>Agua</b>	Baja	-	-	-	-	-

## Información adicional

### 4.1 Escenarios

Como se mencionó en los objetivos, nos interesaba evaluar el efecto de distintos tipos de manejo y tipos de uso de suelo con diversa permeabilidad sobre distintas poblaciones de escarabajos. Además, nos era interesante explorar otras configuraciones de paisajes que pudieran favorecer la permanencia de estas especies en un paisaje similar al utilizado en este modelo. Para ello, se estudiaron cinco casos, los cuales son combinaciones de los submodelos de: a) tipo de manejo o configuración de la matriz (de acorde a lo explicado en la tabla 6), y b) de la proyección urbana. Para cada caso, se evaluó el efecto de cada uno para dos especies con hábitat y vagilidad distintos. Esto con el fin de probar el efecto de los tipos de manejo que prevalecen en el paisaje, y cómo estos efectos se matizan o dependen de las características específicas de los organismos en cuestión. La siguiente figura muestra el significado de cada caso.

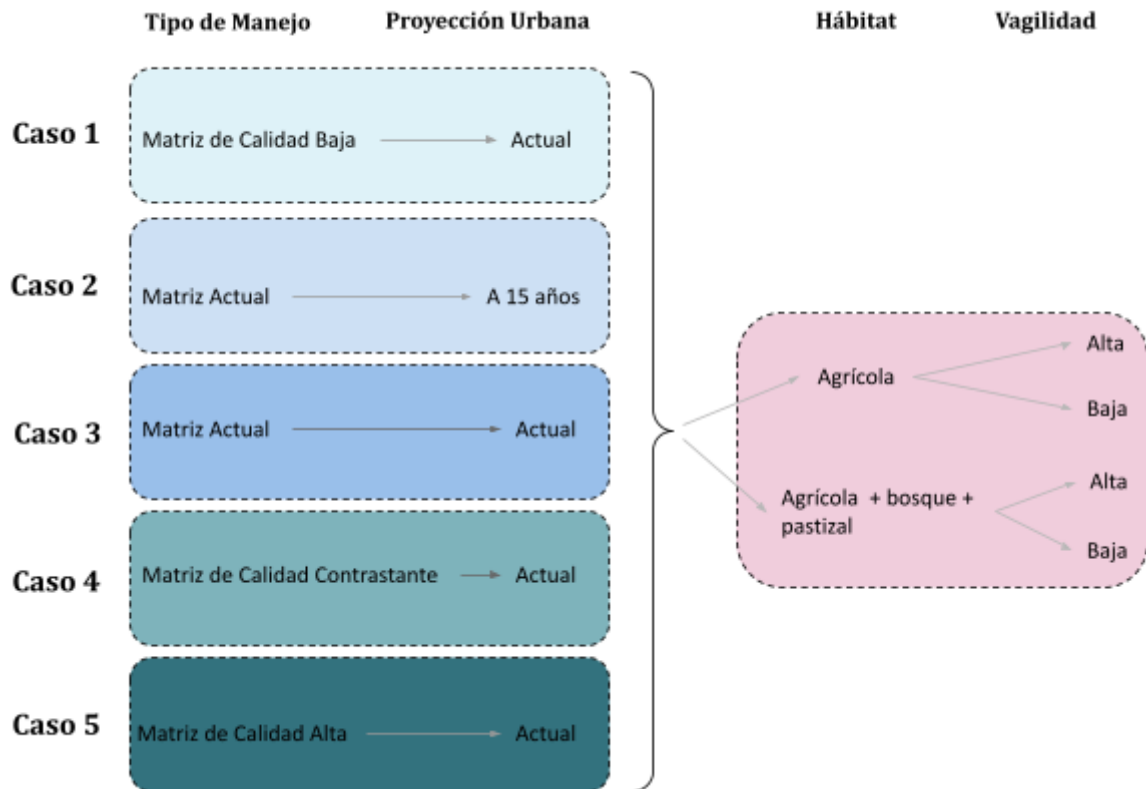


Figura 7. En el modelo se trabajó con cinco casos. Cada caso es una combinación del tipo de manejo (configuración de la matriz) y la proyección urbana. Se probó el efecto de cada caso sobre dos especies distintas con hábitats y vagilidades diferentes. Nótese que el orden de los casos refleja un gradiente de calidad, en donde el caso 1 es la combinación que resulta en la menor calidad de la matriz posible, mientras que el caso 5 refleja la máxima calidad a nivel de paisaje posible.

A cada combinación de parámetros de permeabilidad dentro de los cinco casos le llamamos escenario. En total se probaron 170 escenarios, y cada uno se corrió 100 veces. Llegamos a esta cifra de escenarios probando primero 7 escenarios base para cada caso. Para los Casos 2 y 3 se sumaron 7 escenarios extra para probar el efecto de las diferencias en la permeabilidad de los parches urbanos. Para los Casos 3, 4 y 5 se probaron 3 escenarios adicionales para el [hábitat = agrícola + bosque + pastizal], para probar el efecto de las diferencias en la permeabilidad de los parches de bosque y de pastizal. Para los Casos 4 y 5 se añadieron además 7 escenarios para el [hábitat = agrícola], para probar el efecto de las diferencias en la permeabilidad de los parches de agricultura de calidad alta, y 3 escenarios para el [hábitat = agrícola + bosque + pastizal] para probar el efecto de las diferencias en la permeabilidad de los parches de bosque y de pastizal mayor detalle.

En todos los escenarios, los valores de Movimiento son 0.10 en todos los parches. El valor de reproducción para los Casos 2 - 5 es de 0.05 para los parches de agricultura con manejo tradicional y 0 para los demás. Para el Caso 1, dado que no hay parches de agricultura con manejo tradicional, se tuvo que asignar un valor distinto de 0 para los parches de agricultura con manejo industrial, para asegurar que hubiera reproducción. Se probaron dos valores de reproducción (0.02 y 0.03), ya que con el primer valor las poblaciones colapsaron en las 100 corridas. A continuación se presentan los distintos escenarios utilizados.

Tabla 7. Escenarios para el Caso 1 - Matriz de calidad baja y cobertura urbana actual, para los dos tipos de hábitat y las dos especies tipo.

Matriz	Proyección Urbana	Reproducción	Vagilidad	Supervivencia	Hábitat = Agrícola			Hábitat = Agrícola + Bosque + Pastizal				
					1	2	3	1	2	3	4	
Calidad Baja	Actual	0.02	Baja	AgriCaliAlta	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
				AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	
				Pastizal	0.3	0.3	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6	
			Bosque	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	1.0	1.0		
			Urbano	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1		
			Alta	AgriCaliAlta	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	
		AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3			
		Pastizal	0.3	0.3	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6			
		Bosque	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	1.0	1.0			
		Urbano	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1			
		0.03	Alta	AgriCaliAlta	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	
		AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3			
Pastizal	0.3	0.3	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6					
Bosque	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	1.0	1.0					
Urbano	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1					

Tabla 8. Escenarios para el Caso 2 - Matriz con configuración actual y cobertura urbana con proyección a 15 años, para los dos tipos de hábitat y las dos especies tipo.

Matriz	Proyección Urbana	Vagilidad	Supervivencia	Hábitat = Agrícola						Hábitat = Agrícola + Bosque + Pastizal							
				1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	8
Actual	en 15 años	Baja	AgriCaliAlta	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
			AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
			Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6
			Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0
			Urbano	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2
			Alta	AgriCaliAlta	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
		AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	
		Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	
		Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	
		Urbano	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	

Tabla 9. Escenarios para el Caso 3 - Matriz con configuración actual y cobertura urbana actual, para los dos tipos de hábitat y las dos especies tipo.

Matriz	Proyección Urbana	Vagilidad	Supervivencia	Hábitat = Agrícola						Hábitat = Agrícola + Bosque + Pastizal										
				1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Actual	Actual	Baja	AgriCaliAlta	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
			AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
			Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6
			Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0
			Urbano	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2
			Alta	AgriCaliAlta	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
		AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	
		Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	
		Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	
		Urbano	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	

Tabla 10. Escenarios para el Caso 4 - Matriz con configuración contrastante y cobertura urbana actual, para los dos tipos de hábitat y las dos especies tipo.

Matriz	Proyección	Vagilidad	Supervivencia	Hábitat = Agrícola										Hábitat = Agrícola + Bosque + Pastizal										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Contrastante	Actual	Baja	AgriCaliAlta	0.3	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	
			AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
			Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6
			Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0	
			Urbano	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
		Alta	AgriCaliAlta	0.3	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
			AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
			Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6
			Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0	
			Urbano	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1

Tabla 11. Escenarios para el Caso 5 - Matriz de calidad alta y cobertura urbana actual, para los dos tipos de hábitat y las dos especies tipo.

Matriz	Proyección	Vagilidad	Supervivencia	Hábitat = Agrícola										Hábitat = Agrícola + Bosque + Pastizal										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Alta	Actual	Baja	AgriCaliAlta	0.3	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	
			AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
			Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6
			Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0	
			Urbano	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
		Alta	AgriCaliAlta	0.3	0.6	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
			AgriCaliBaja	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
			Pastizal	0.3	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.6	0.6	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6	0.3	0.6
			Bosque	0.3	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6	0.6	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0	
			Urbano	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1

## 4.2 Pruebas de calibración, sensibilidad y validación

### 4.2.1 Calibración

La calibración es un método que se utiliza para hallar los valores no conocidos de parámetros que se están buscando reproducir a fin de replicar dinámicas observables en el caso de estudio a partir del cual se está construyendo el modelo (ver por ejemplo, el trabajo de García-Jácome et al., 2020).

En nuestro caso no se hicieron pruebas de calibración, ya que el modelo no buscaba reproducir una dinámica exacta conocida, sino era más bien de tipo exploratorio. Por otro lado, no contábamos con datos concretos de la dinámica poblacional de escarabajo que permitieran hacer tal calibración.

### 4.2.2 Pruebas de sensibilidad

Se llevaron a cabo dos pruebas de sensibilidad para explorar la robustez del modelo.

#### I. Capacidad de carga

Se probaron los valores de 150, 100, 75, 50 y 25 individuos por hectárea. Se escogió arbitrariamente el valor de 75 individuos por hectárea para poder contar con una población inicial y final total suficientemente grande como para que pudiera estar potencialmente distribuida a lo largo de toda la matriz, pero suficientemente pequeña como para reducir la capacidad computacional requerida para correr el modelo.

## VI. Tasa de reproducción

Se incluye una tasa de reproducción para evitar que el total de la población se extinga antes del término de un ciclo de vida. Se probaron los valores de 0.05 y 0.10 para las zonas de hábitat, buscando que la tasa de reproducción permitiera a las poblaciones mantenerse, pero que no fuera la reproducción un valor tan fuerte que impidiera evaluar el papel de la matriz. Se utiliza el valor de 0.05 únicamente para las parcelas de agricultura con manejo tradicional. Debido a que el caso 1 no cuenta con parcelas con manejo tradicional, sólo en este caso se integra un valor de 0.03 o de 0.02 para las parcelas de agricultura con manejo industrial.

### 4.2.3 Pruebas de validación

Las pruebas de validación o de verificación se llevan a cabo para comprobar que el modelo computacional representa correctamente el modelo conceptual en el cual está basado (en otras palabras, se utilizan para verificar que el modelo esté haciendo aquello para lo que fue programado). Una forma de verificación simple, y la forma de verificación principal que se usó en este caso, es empezar con un modelo muy sencillo, e ir añadiendo complejidad al modelo sólo conforme vaya siendo necesario (Wilensky & Rand, 2015). En nuestro caso, se empezó con un modelo muy simple y progresivamente se le fueron añadiendo elementos y características, acompañado de un continuo trabajo de depuración y eliminación de errores ("debugging"), así como un análisis visual informal del efecto resultante de cada nueva característica o elemento agregado. En términos del universo del modelo, se empezó con un modelo sin expansión urbana, y después se agregó esta característica. La probabilidad de supervivencia diferencial dependiendo del tipo de parche también fue una característica añadida posteriormente. En términos del comportamiento de los escarabajos, se empezó con un modelo sin reproducción. Dado que las poblaciones colapsaban en todos los escenarios probados antes del término de un ciclo de vida, se añadió un valor de reproducción. Posteriormente, y como consecuencia biológica, se estableció también la capacidad de carga. En cada paso, se verificó que los resultados del modelo estuvieran dentro de los límites razonables de la realidad ecológica del sistema modelado, por ejemplo, que el tamaño de las poblaciones no "explotara" en unas pocas iteraciones. También se verificó que los resultados no presentaran comportamientos atribuibles a problemas de las soluciones numéricas.

## RESULTADOS

En esta sección se describen los principales hallazgos del modelo, subdivididos en seis apartados. El primer apartado describe nuevamente de manera breve los principales resultados de los recorridos de campo, los cuales nos permitieron obtener una primera aproximación sobre la prevalencia y ubicación espacial de los diferentes tipos de manejo agrícola en el municipio de Zaachila y alrededores; el segundo apartado hace referencia a los resultados de la segunda prueba de sensibilidad que se llevó a cabo. Dicha prueba nos permitió encontrar los valores mínimos que la reproducción de los escarabajos podía tener de tal manera que se pudieran seguir sosteniendo poblaciones iguales o mayores al tamaño mínimo viable. El tercer apartado menciona patrones generales observados en el modelo, sin importar el caso específico que se estaba modelando. El cuarto apartado muestra el efecto de los cambios en la configuración de la matriz, haciendo la distinción entre los dos tipos de hábitat probados. El quinto apartado muestra el efecto de los cambios en la permeabilidad de los diferentes tipos de parches, haciendo la comparación entre los escarabajos de vagilidad alta y baja. El último apartado menciona de manera puntual diferencias encontradas entre los dos tipos de escarabajos con base en su vagilidad.

### 1. Resultados de los recorridos de campo

Como se mencionó en la sección 3.3 - B.1 - II, a partir del trabajo de campo obtuvimos una primera aproximación sobre la prevalencia y ubicación espacial de los diferentes tipos de manejo agrícola en el municipio de Zaachila y sus alrededores inmediatos.

Por ser una zona con agricultura predominantemente campesina, esperábamos que hubiera una mayor cantidad de parcelas de agricultura con manejo tradicional, si bien no sabíamos cuántas, ni qué tan marcada era la diferencia en cuanto a tipo de manejo entre las parcelas de agricultura de temporal y las parcelas de agricultura de riego. A partir del trabajo de campo pudimos constatar que Zaachila es una zona con una muy amplia variedad de prácticas agrícolas, lo que termina representando un amplio espectro de manejo, si bien podemos distinguir diferencias claras en la forma en que se trabajan las parcelas de temporal contra las de riego. Entre las principales diferencias que encontramos, está el hecho de que más de la mitad de las parcelas de temporal cuentan con semillas nativas, comparado con alrededor de un cuarto de las parcelas de riego; que es más común que las parcelas de riego cuenten con bordes manejados o árboles como el único criterio de manejo tradicional; y que alrededor de un tercio del total de las parcelas de riego en Zaachila presentan un manejo completamente industrializado, comparado con cerca de un 10 por ciento de las parcelas de temporal. En general, encontramos que en los parches de agricultura de riego hay una mayor proporción de parcelas con manejo industrializado, mientras que en los parches de agricultura de temporal predominaba el manejo tradicional. Para reflejar los resultados de los recorridos de campo, asignamos el porcentaje de parcelas dentro de las parcelas de temporal que contaban con manejo tradicional, y el porcentaje de las parcelas de riego que tenían manejo tradicional. Sobre esto, se asignó una permeabilidad mayor a los parches de agricultura tradicional que a los de agricultura industrial. Esto resulta en que la mayoría de las parcelas con permeabilidad mayor sean también parcelas de temporal, si bien también hay un porcentaje de las parcelas de riego que cuentan con permeabilidad mayor.



## 2. Pruebas de sensibilidad

Una de las pruebas de sensibilidad que se llevó a cabo para evaluar la robustez del modelo, fue una exploración de los valores en la tasa de reproducción que los escarabajos podían tener. El modelo mostró ser especialmente sensible a este parámetro, tanto así que fue necesario incluir un valor más alto de lo que la literatura reporta para el tipo de escarabajo que buscábamos modelar.

## 3. Patrones generales

En el modelo se utilizaron diversos valores para representar la permeabilidad que los diversos parches podían tener. Los valores que utilizamos se basaron en los valores utilizados en los modelos de González González y colaboradores (2016) y Ramos y colaboradores (2018). En total se probaron 170 escenarios con diferentes tipos de organismos modelo distribuidos a lo largo de 5 casos de manejo agrícola en el territorio. En 72 de estos escenarios, las poblaciones colapsan por completo. En el resto, las poblaciones se mantienen por arriba del tamaño poblacional mínimo viable (Shaffer, 1981). En el modelo este tamaño se calculó con base en la densidad mínima reportada en la literatura (Larsen et al., 2008).

La condición que prevalece en todos los escenarios en donde las poblaciones se mantienen, es que por lo menos uno de los dos principales hábitats (agricultura tradicional o bosque) debe de tener una permeabilidad [Alta]<sup>4</sup>.

Los resultados del modelo muestran que las zonas de agricultura tradicional son las zonas en donde una mayor cantidad de coleópteros son capaces de sobrevivir, comparado con las zonas de agricultura industrial y las zonas de no-hábitat (i.e, para los escenarios de [hábitat = agrícola], los bosques y pastizales). A continuación se muestra esto gráficamente (Gráficos 4 y 5).

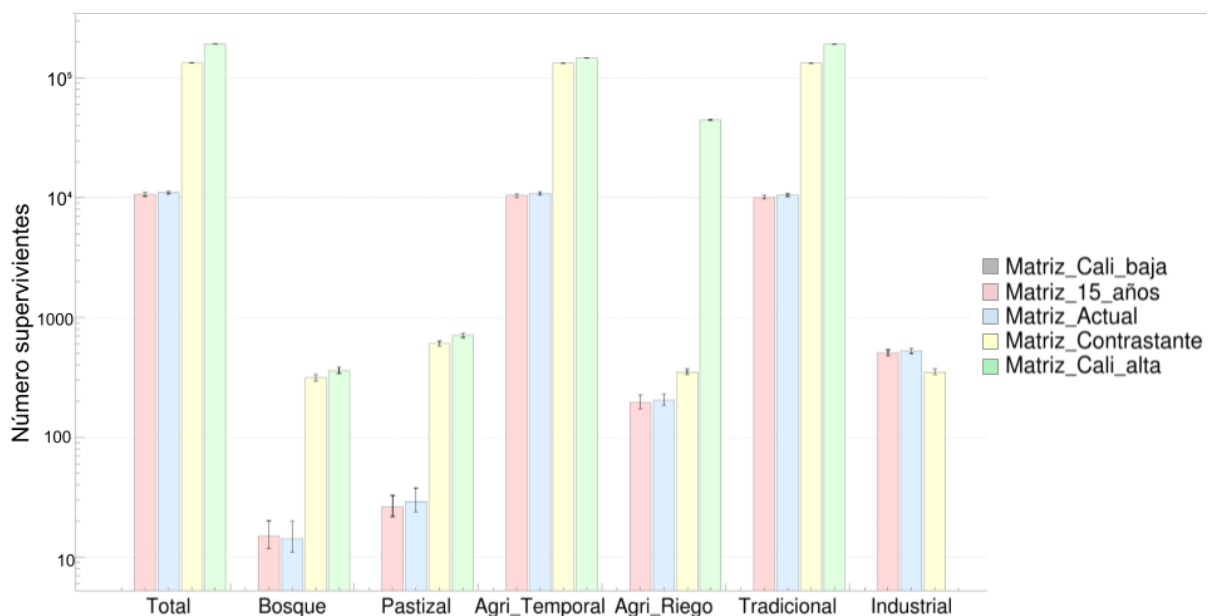


Gráfico 4. Ejemplo de las tendencias generales de supervivencia para los escarabajos que viven en hábitat agrícola. Se muestra el número total de escarabajos supervivientes en cada tipo de parche (uso de suelo), para los cinco casos con los que trabajamos (Cada barra es un caso). Se observa que los escarabajos tienden a sobrevivir más en las zonas de agricultura de temporal y tradicional, comparado con las zonas de agricultura de riego e industrial, y zonas de no-hábitat (bosques y pastizales).

<sup>4</sup> Ver Tabla 6. Valores de permeabilidad para los distintos casos explorados.

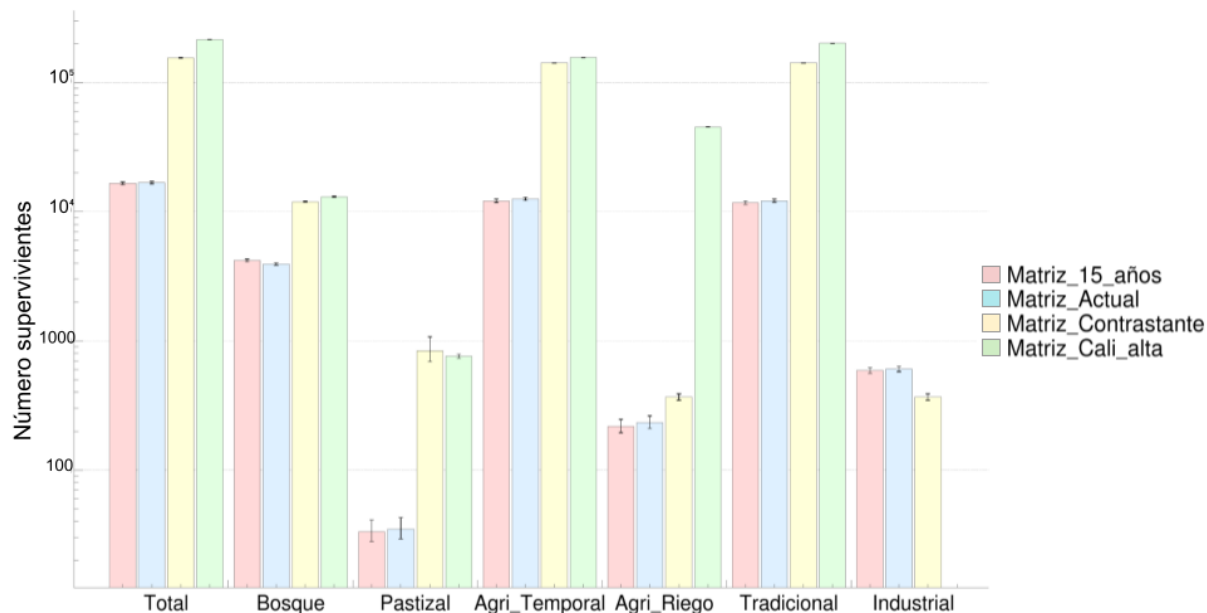


Gráfico 5. Ejemplo de las tendencias generales de supervivencia para los escarabajos que viven en hábitat agrícola + bosque + pastizal (cada barra es un caso). Se observa que los escarabajos tienden a sobrevivir más en las zonas de agricultura de temporal y tradicional, y bosques, comparado con las zonas de agricultura de riego e industrial, y zonas de menor calidad de hábitat (pastizales), basado en la permeabilidad.

#### 4. Efecto de los cambios en la configuración de la matriz

A continuación se describen los principales resultados relacionados con el efecto en el cambio de la configuración de la matriz. Para todos estos resultados, se comprobó que las muestras presentaran distribuciones normales y se evaluó si las varianzas eran homocedásticas o heterocedásticas a través de una prueba Bartlett. Se realizaron ANOVAS de dos vías con intervalos de confianza del 95% para los casos en que las varianzas fueron homocedásticas, y pruebas de Welch para los casos en que las varianzas fueron heterocedásticas. Dichas pruebas se pueden consultar en el anexo dos. Además, con el objetivo de facilitar al lector una visualización gráfica de algunos de los resultados, en el anexo tres se incluyen diversas capturas de pantalla tomadas en la última iteración de distintos escenarios. En los gráficos 6 y 7 se puede observar cómo aumenta la supervivencia de ambos tipos de escarabajos conforme aumenta la calidad de la matriz en general.

Como también es posible observar en los gráficos, para el caso de la Matriz de Calidad Baja, las poblaciones colapsan en todos los escenarios que se probaron con [hábitat = agrícola]. La supervivencia en los [hábitat = agrícola + bosque + pastizal] se ubica muy cerca del tamaño poblacional mínimo viable.

Además, si comparamos la supervivencia entre la Matriz Actual y la Matriz Contrastante, vemos que los escarabajos sobreviven casi diez veces más en el caso de la Matriz Contrastante, si bien según lo propuesto por Fahrig (1997) esto se debe sobre todo al aumento en el área total de hábitat, y sólo de manera secundaria al hecho de que además del aumento en el área de hábitat, en el segundo caso esta área se encuentra más conglomerada, disminuyendo la densidad de borde y el índice de intercalación y yuxtaposición entre las zonas de hábitat y no hábitat.

Como se mencionó anteriormente, nos interesaba también estudiar el efecto que pudiera tener el aumento en las áreas urbanas sobre la supervivencia de los escarabajos. Las diferencias en la

supervivencia entre los casos de la Matriz Actual y la Matriz con proyección a 15 años son significativas ( $p < .001$ ), si bien la diferencia es menos marcada para los [hábitat = agrícola + bosque + pastizal], probablemente debido a que en estos escenarios el total de área habitable es mayor.

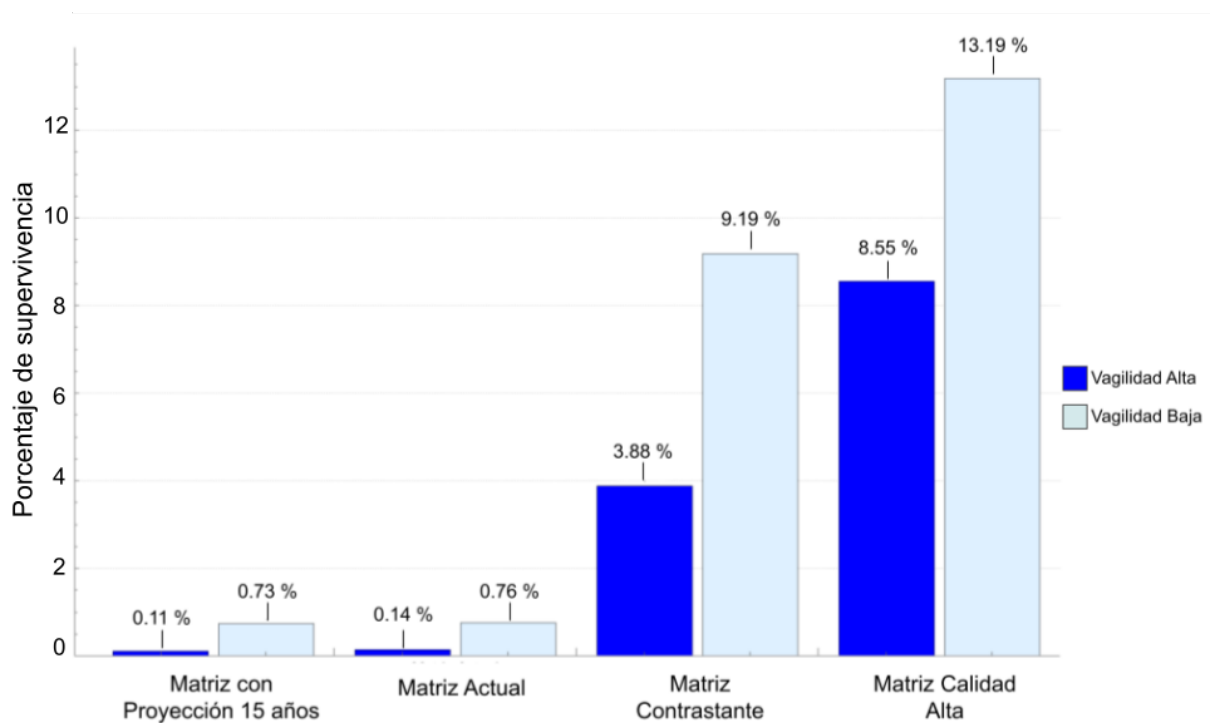


Gráfico 6. Comparación de la supervivencia de los coleópteros con dos niveles de vagilidad en los diferentes casos, para los escarabajos de hábitat agrícola. De forma general, se observa que la supervivencia de ambos tipos de escarabajos aumenta conforme aumenta la calidad de la matriz. No se incluyen datos para el caso de la matriz de calidad baja (Caso 1), porque para este tipo de hábitat, en este caso, las poblaciones colapsan por completo.

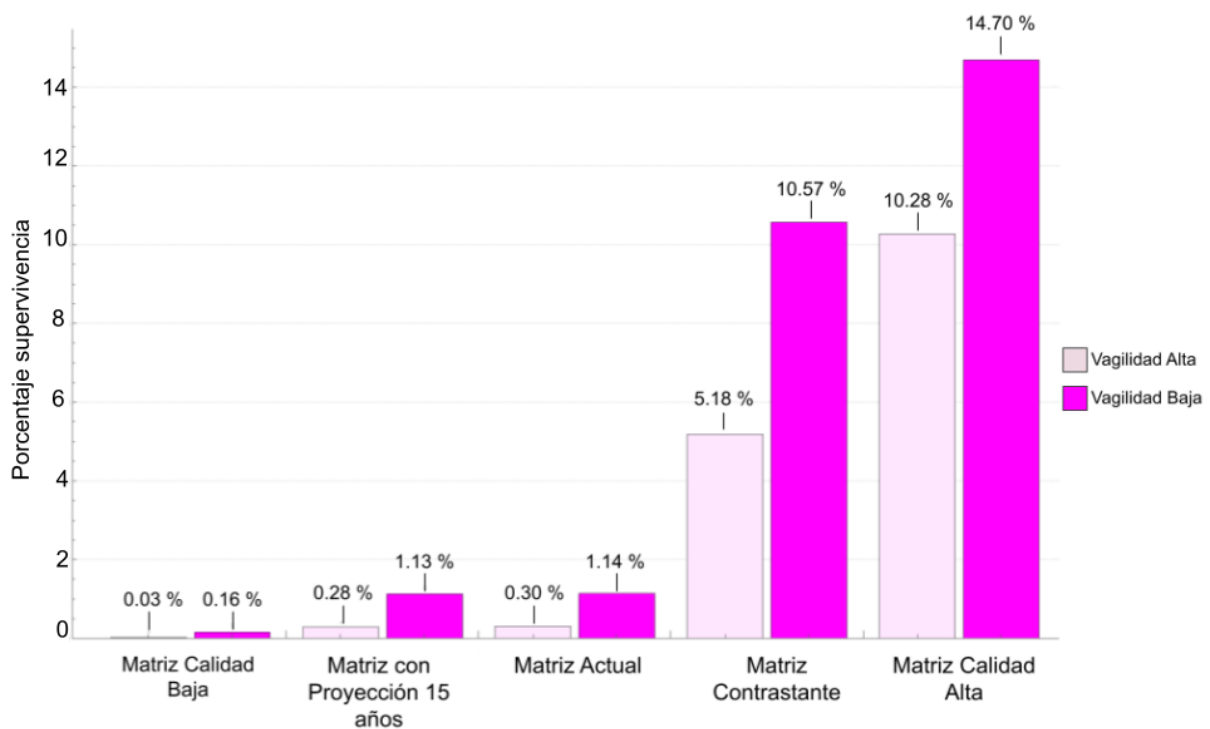


Gráfico 7. Comparación de la supervivencia de los coleópteros con dos niveles de vagilidad en los diferentes

casos, para los escarabajos de hábitat agrícola + bosque + pastizal. De forma general, se observa que la supervivencia de ambos tipos de escarabajos aumenta conforme aumenta la calidad de la matriz. La supervivencia en el caso de la matriz de calidad baja se ubica muy cerca del tamaño poblacional mínimo viable.

## **5. Efecto de los cambios en la permeabilidad de los parches**

Nos interesaba evaluar el efecto de los cambios en la permeabilidad de los diferentes parches que conforman la matriz sobre la supervivencia de los escarabajos dependiendo del tipo de hábitat en el que viven, y la vagilidad con la que cuentan. A continuación se describen los principales hallazgos, respaldados por las mismas pruebas estadísticas que se mencionaron en la sección anterior.

### **5.1 Aumento en la permeabilidad de los parches urbanos**

Se exploraron dos valores de permeabilidad ([Baja] y [Alta]) para los parches urbanos en los Casos de Matriz con proyección a 15 años y Matriz con proyección actual, probando el efecto que esta diferencia significa para los escarabajos de las dos vagilidades, en los dos tipos de hábitat. Esto se hizo con el objetivo de evaluar si ligeras diferencias en la forma en que está organizada el área urbana (por ejemplo si cuenta con huertos de traspatio o jardines urbanos o periurbanos) tienen un efecto directo sobre la supervivencia de los escarabajos en este paisaje (Ong et al., 2020). Los resultados muestran que el aumento en la permeabilidad de los parches urbanos no es suficiente como para que tenga un efecto significativo ( $p > .05$ ) en el total de la supervivencia de los escarabajos, en ninguno de los dos hábitats, para ninguno de los dos tipos de escarabajos, en ninguno de los dos casos. La poca diferencia entre el total de los escarabajos que sobreviven entre ambos valores de permeabilidad se puede quizá explicar por tres razones: 1) la permeabilidad en estos parches de por sí es demasiado baja, y se necesita que los parches tengan un mínimo de permeabilidad para que los escarabajos realmente se puedan establecer en ellos aunque sea de manera temporal, 2) las áreas urbanas son relativamente pequeñas dentro de este paisaje, 3) las áreas urbanas se encuentran conglomeradas en zonas específicas de la matriz y por tanto se disminuye la posibilidad de siquiera atravesar una de estas zonas.

### **5.2 Aumento en la permeabilidad de los bosques**

Se probaron dos valores de permeabilidad distintas (permeabilidad [Media Alta] y [Alta]) en los parches de bosque en todos los casos, para los escenarios de [hábitat = agrícola + bosque + pastizal]. En el caso de Matriz de Calidad Baja, las poblaciones colapsan sin importar la vagilidad cuando la permeabilidad de los bosques es [Media Alta]. Cuando la permeabilidad de los bosques es [Alta], los escarabajos sobreviven prácticamente sólo en este tipo de parche. Este patrón es el mismo para ambas vagilidades.

Para los cuatro otros casos, los resultados muestran que una mayor cantidad de escarabajos sobrevive cuando la permeabilidad es mayor ( $p < .001$ ), sin embargo, el aumento de la supervivencia se concentra sobre todo en los parches de bosque.

### **5.3 Aumento en la permeabilidad de la agricultura tradicional**

En el caso de la Matriz Actual, se exploraron dos valores de permeabilidad distintos para los parches

de agricultura tradicional (permeabilidad [Media alta] y [Alta]). En los casos de Matriz Contrastante y Matriz de Calidad Alta, se exploraron cuatro valores de permeabilidad distinta ([Baja], [Media baja], [Media alta] y [Alta]) para estos mismos parches, probando el efecto que esta diferencia significa para los escarabajos de las dos vagilidades, en los dos tipos de hábitat.

En los tres casos, cuando el [hábitat = agrícola] y la permeabilidad de los parches de agricultura tradicional es distinta de [Alta], las poblaciones de escarabajos tanto de vagilidad alta como de vagilidad baja colapsan.

Además, se probaron los escenarios para [hábitat = agrícola + bosque + pastizal], en los que tanto los parches de agricultura tradicional como los parches de bosque presentaban una permeabilidad [Media Alta]. En estos escenarios, las poblaciones de escarabajos tampoco sobreviven, en ninguna de las dos vagilidades. Los escenarios en donde las poblaciones de escarabajos sí sobreviven son aquellos en donde ya sea los bosques o la agricultura tradicional tienen una permeabilidad [Alta]. Manteniendo el valor de permeabilidad [Alta] en bosques, y explorando diferentes valores de permeabilidad de los parches de agricultura tradicional (de permeabilidad [Media Alta] a [Alta]), se observa que al igual que en el punto anterior, para los [hábitat = agrícola + bosque + pastizal] una mayor cantidad de escarabajos sobrevive cuando la permeabilidad es mayor ( $p < .001$ ). Sin embargo, la diferencia entre el cambio en la permeabilidad de los parches agrícolas tradicionales y los parches de bosque es que cuando aumenta la permeabilidad de los parches agrícolas tradicionales, una mayor cantidad de escarabajos sobrevive en todos los tipos de parches. Visto de manera contraria, cuando disminuye la permeabilidad de los parches de agricultura tradicional, sobreviven menos escarabajos a lo largo de toda la matriz. O sea, que el aumento o disminución en la permeabilidad de los parches de agricultura tradicional genera un efecto cascada sobre la supervivencia en los demás parches. Dicho efecto se puede observar en el gráfico 8.

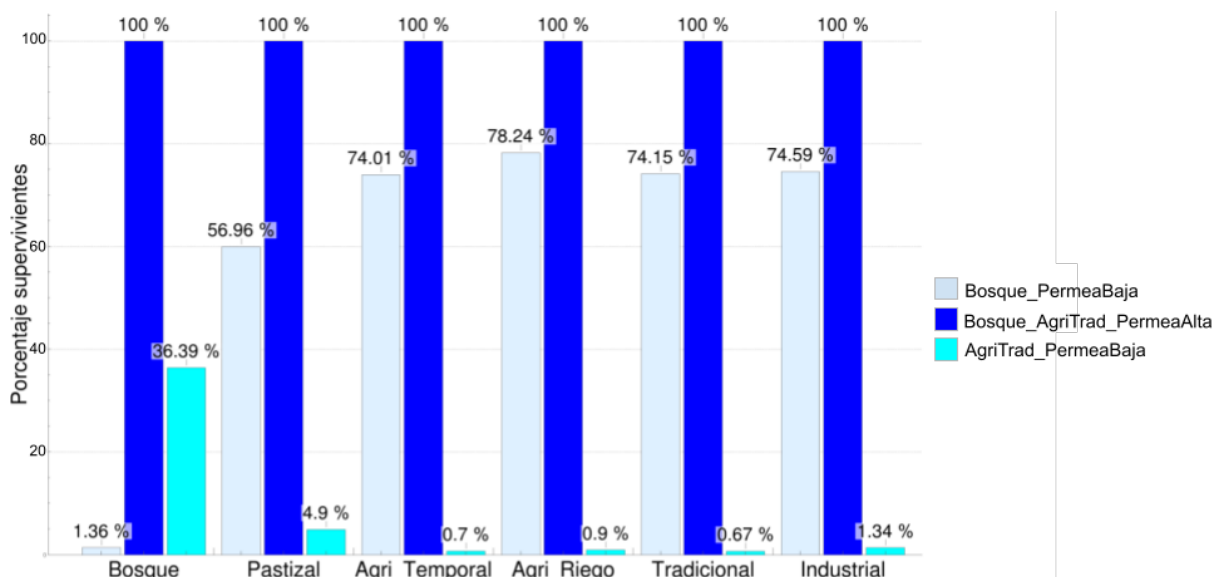


Gráfico 8. Ejemplo de las diferencias en los porcentajes de supervivencia de los escarabajos en los diferentes parches de la matriz cuando disminuye la permeabilidad de los parches de bosque, y cuando disminuye la permeabilidad de los parches de agricultura tradicional. Se observa que la disminución de la permeabilidad en los bosques causa un impacto directo sobre la supervivencia en este tipo de parche, pero tiene poco efecto sobre la supervivencia en los demás parches. De manera contraria, la disminución de la permeabilidad en los parches de agricultura tradicional causa una disminución en la supervivencia en todos los parches de la matriz.

Además de esta diferencia, el porcentaje de escarabajos que sobrevive cuando se disminuye la permeabilidad de los parches de agricultura tradicional es mucho menor que cuando se disminuye la permeabilidad de los bosques. Los gráficos 9 y 10 muestran esta disimilitud en el efecto que tiene el cambio en la permeabilidad en los dos tipos de parches sobre los distintos casos.

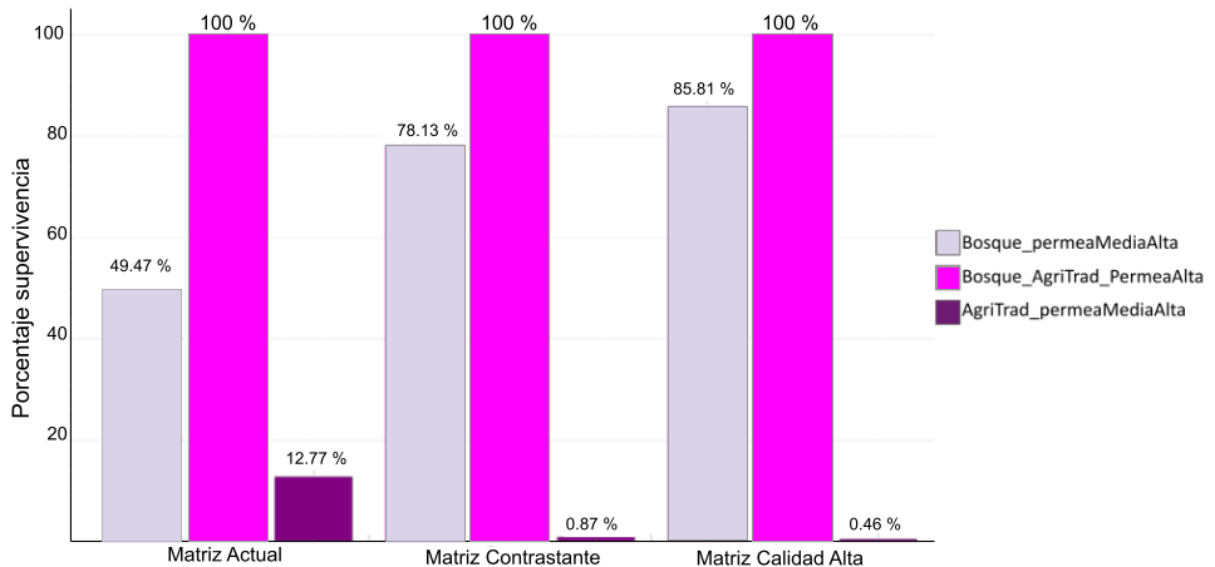


Gráfico 9. Porcentajes de supervivencia de los escarabajos con vagilidad alta en los casos 3,4 y 5 cuando disminuye la permeabilidad de los parches de bosque, y cuando disminuye la permeabilidad de los parches de agricultura tradicional. Se observa que la disminución de la permeabilidad en la agricultura tradicional tiene un impacto mucho mayor sobre la supervivencia de los escarabajos que la disminución en la permeabilidad de los bosques.

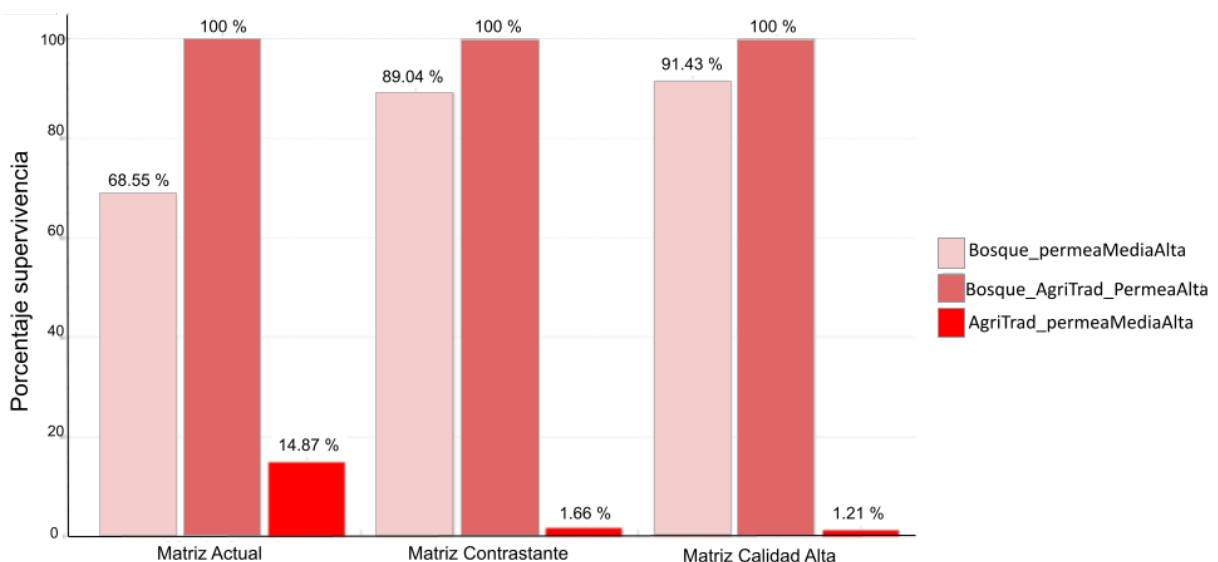


Gráfico 10. Porcentajes de supervivencia de los escarabajos con vagilidad baja en los casos 3,4 y 5 cuando disminuye la permeabilidad de los parches de bosque, y cuando disminuye la permeabilidad de los parches de agricultura tradicional. Se observa que la disminución de la permeabilidad en la agricultura tradicional tiene un impacto mucho mayor sobre la supervivencia de los escarabajos que la disminución en la permeabilidad de los bosques.

## **6. Diferencias entre coleópteros de vagilidad alta y baja**

A pesar de que en el modelo utilizamos la misma densidad poblacional inicial para ambas especies tipo, y como propiedad emergente del modelo, los tamaños poblacionales terminan siendo distintos. Como se puede observar en los gráficos 6 y 7, en todos los casos los escarabajos de vagilidad baja sobreviven significativamente más ( $p < .001$ ) que los de vagilidad alta, lo cual es congruente con lo reportado por la literatura (Larsen et al., 2008). Además, los escarabajos de [hábitat = agrícola + bosque + pastizal] sobreviven más que los de [hábitat = agrícola], si bien esto último resulta un tanto obvio por el aumento en el área habitable que este hábitat representa.

## DISCUSIÓN

A continuación, se discuten diversas secciones de los resultados. El primer apartado incluye un análisis de los resultados de campo y una interpretación de estos tomando como referencia los patrones nacionales. El segundo es una observación sobre la poca robustez que presenta el modelo hacia una de las pruebas de sensibilidad que utilizamos. En el tercer y cuarto apartado se analizan los resultados más relevantes del modelo. El quinto apartado especifica los supuestos y las simplificaciones con las que se trabajó para construir el modelo, y el último apartado menciona sugerencias sobre futuros usos del modelo que podrían ser relevantes para seguir construyendo conocimiento y comprendiendo a profundidad este paisaje y matriz.

### **1. Análisis de los resultados de campo y ubicación dentro de los patrones nacionales**

Siguiendo los patrones típicos de otras zonas del país (Ramos-Pérez, 2020), los resultados de campo muestran que las zonas de riego cuentan con manejos agrícolas más industrializados que las zonas de temporal. Se recuerda aquí al lector, sin embargo, que en este trabajo un manejo industrializado es aquel en donde no hay ninguna de las cuatro prácticas presentes asociadas al manejo tradicional propuestas por González González (2018) (presencia de policultivos, presencia de variedades nativas, presencia de bordes manejados y presencia de árboles), y a pesar de esto esta industrialización es mucho menos intensificada que en otras zonas del país o del mundo. Esto se observa claramente al tomar como referencia la tipología elaborada por Ramos-Pérez (2020), donde se observa que los municipios del estado de Oaxaca se encuentran en el extremo de menor intensificación en comparación con otras zonas del país, particularmente el norte, pero también al analizar los resultados de campo, pues en las parcelas de riego con manejo menos intensificado también llegamos a encontrar una gran diversidad de policultivos tanto anuales como perennes.

### **2. Robustez del modelo con base en una de las pruebas de sensibilidad**

Cuando se elaboran modelos para estudiar fenómenos, se busca que sean lo más robustos posible, para disminuir al mínimo la incertidumbre asociada. En otras palabras, se busca que los resultados varíen poco en simulaciones con datos semejantes o iguales, para poder llegar a conclusiones sólidas sobre los resultados que dicho modelo está arrojando.

En nuestro modelo los agentes escarabajo resultaron ser especialmente sensibles a la permeabilidad de los parches, tanto así que para evitar que el total de las poblaciones colapsaran en menos de un ciclo de vida, fue necesario incluir un valor de reproducción, modelando por tanto múltiples generaciones de adultos a lo largo de una generación completa, a pesar de que según el ciclo de vida que se ha reportado para *Phanaeus*, sólo los escarabajos adultos vuelan en búsqueda de alimento y recursos, y dada su corta vida, adultos de dos generaciones distintas no suelen convivir en un mismo ciclo de vida (Hanski & Cambefort, 1991; Price & May, 2009). Quizá utilizar un grupo modelo (*Phanaeus*) con una reproducción tan baja le resta robustez al modelo, pero como se explicó en la sección 3.3 - A - I fue difícil seleccionar a otro grupo porque en general hay poca información en la literatura a nivel de género y especie que permita recrear un modelo con representatividad biológica.



### **3. Efecto de los cambios en la permeabilidad de los parches**

La sensibilidad de los escarabajos a los cambios en la permeabilidad de los parches también se puede observar en los escenarios en donde tanto los parches de agricultura de temporal como los bosques tienen permeabilidad [Media alta]. Esta combinación es quizá la combinación de parámetros más realista, en el sentido en que hoy día difícilmente un paisaje real tiene ciertos parches con condiciones ideales, y sin embargo con esta combinación, para los tres casos en que se probó, las poblaciones colapsan. La explicación de ello quizá sea porque al no tener los escarabajos la capacidad para discernir si conviene moverse, y si sí hacia dónde, la capacidad de supervivencia termina siendo determinada únicamente por la acumulación de los movimientos aleatorios.

No obstante estas limitaciones, el modelo nos permite identificar tendencias y patrones generales respecto al papel que pueden tener diferentes tipos de paisaje en la supervivencia de diferentes tipos de coleópteros.

Urrutia-Cárdenas y colaboradores (2020) habían mencionado que el paisaje de Zaachila cuenta con una matriz agrícola con características ideales para ejercer estrategias integrales que faciliten tanto la producción agrícola como la conservación, aunado a esto, los resultados obtenidos a partir de la modificación de la permeabilidad de los distintos parches en el modelo permiten reiterar y afinar esta afirmación: El efecto tan drástico y directo que tiene la modificación de la permeabilidad de los parches agrícolas tradicionales sobre el resto de la matriz demuestra el papel central que juega este tipo de parche en este paisaje, debido no sólo al índice de intercalación y yuxtaposición alto con el que cuenta (Urrutia-Cárdenas et al., 2020), sino también por la extensión que ocupa, pues como diversos autores han mencionado anteriormente (Fahrig, 1997; Liao et al., 2013) la calidad del hábitat juega un papel fundamental en el mantenimiento de las poblaciones en paisajes heterogéneos, teniendo esta variable más peso que la fragmentación con la que cuenta. A continuación discuto el aparente efecto diferencial de la permeabilidad y distribución de los parches agrícolas sobre distintos tipos de coleópteros simulados.

### **4. Diferencias entre coleópteros de vagilidad alta y baja**

A pesar de que Tscharrntke y colaboradores (2002) proponen que las especies con mayor vagilidad recorren mayores distancias en búsqueda de parches con recursos y por ende se ven menos afectadas por la calidad de la matriz (en comparación con las especies con menor vagilidad), en el modelo la especie con vagilidad mayor es la más afectada por la calidad de la matriz, en comparación con la de menor vagilidad. Esto probablemente se deba a que en el modelo la dirección del vuelo es completamente aleatoria/no dirigida, mientras que en la vida real los escarabajos seguramente utilizan algunas herramientas o estrategias específicas para forrajear de la manera más efectiva posible, y por tanto su movimiento probablemente sigue un patrón determinado.

Este resultado resulta relevante, en tanto a que sugiere que especies con vagilidades mayores o menores no presentan ventajas o desventajas para sobrevivir *per se*, sino que otros mecanismos complementarios (i.e, olfato u oído) que asistan en la orientación y dirección del movimiento pueden resultar cruciales, y la obstaculización de estos mecanismos (i.e, por contaminación de aire, o contaminación visual o auditiva) pueden hasta volver negativa una cualidad que normalmente tendría un efecto positivo, o viceversa. Esto en línea con lo expuesto anteriormente por Larsen y colaboradores (2008), en donde proponen que no sólo la vagilidad determina el efecto de la matriz sobre la especie, sino también la sensibilidad intrínseca que distintas especies tienen a la fragmentación de sus hábitats, esto último asociado normalmente a especies que son especialistas.

Lo que en primera instancia podría parecer como una parcial contradicción entre lo propuesto por estos diversos autores, me parece, es únicamente por falta de más información o precisión sobre la forma en que se comportan especies puntuales o la forma en que interactúan y se ven afectadas por su entorno.

## **5. Supuestos y simplificaciones**

El trabajo de campo que realizamos fue una primera muestra para saber la composición de la matriz en Zaachila. Los resultados de campo revelan que en Zaachila existe un amplio espectro de combinaciones de manejo, y sin embargo para reducir el número de combinaciones posibles, en el modelo se simplificaron estos resultados y sólo se distinguió entre dos valores de calidad (parcelas con agricultura tradicional y parcelas con agricultura industrial). Además, el trabajo de campo no incluyó información sobre la configuración de la matriz (i.e, cómo se encuentran distribuidos qué tipos de manejo agrícola al interior de las áreas de riego o de temporal). Por lo tanto, el modelo selecciona aleatoriamente dónde se encuentran los parches con manejo agrícola tradicional y dónde los de manejo industrial. Quizá por esto en los escenarios en que el [hábitat = agrícola], se necesita que la agricultura tradicional tenga la permeabilidad más alta posible si se quiere que las poblaciones se mantengan, a pesar de que esto no es muy realista en términos ecológicos, en tanto a que son pocos los paisajes agrícolas existentes que representan hábitats ideales para especies tan sensibles a los cambios en la matriz.

También con el objetivo de reducir la cantidad de ruido externo, y a pesar de que en otros modelos se incluye una probabilidad de movimiento diferenciada por el tipo de parche en el que se encuentran los agentes, en este modelo asumimos que todos los agentes tienen la misma probabilidad de moverse sin importar dónde estén<sup>5</sup>.

Debido a que no encontramos información específica sobre la vagilidad y dirección de movimiento para *Phanaeus*, usamos la información de las distancias que recorren otros coprófagos grandes, y la dirección se asumió como aleatoria. Las consecuencias probables de esta simplificación ya han sido mencionadas más arriba.

Por último, en vez de utilizar el dato sobre el máximo número de días que los coprófagos son capaces de sobrevivir en condiciones desfavorables, se incorporó una probabilidad de supervivencia de 0.10 para las zonas no favorables (urbanas y agua).

## **6. Futuras exploraciones**

Este trabajo fue de tipo exploratorio, pues si bien integramos ciertos elementos basados en evidencia empírica, cuantitativamente sólo podemos hablar de los rasgos y forma general en que actúa el modelo, dada la sensibilidad del escarabajo tipo con el que trabajamos, así como la aleatoriedad que usamos para compensar la falta de información de ciertos elementos específicos. Lo valioso de este trabajo, sin embargo, es que se puede seguir utilizando, añadiendo más información, o explorando por ejemplo su comportamiento con otras especies tipo.

A pesar de que para los escarabajos tipo con los que trabajamos, un aumento en la permeabilidad de los parches urbanos no significó mayor diferencia en su supervivencia, resaltamos aquí otra vez que,

<sup>5</sup> Fahrig (1997), por ejemplo, supone que los agentes que se encuentran en parches de hábitat tenderán a moverse menos que los agentes que se encuentran en zonas menos favorables, ya que estos últimos buscarán sitios donde haya más recursos o mejores condiciones para llevar a cabo sus funciones biológicas.

como otros autores han mencionado (Sánchez-de-Jesús et al., 2015; Tschardt et al., 2002; Bátyar et al., 2011), una misma matriz puede tener efectos muy diferentes sobre distintas especies, por lo que no descartamos que para otras especies un pequeño aumento en este tipo de parches sí pueda ser significativo. Sería importante utilizar este mismo modelo y matriz con diferentes especies, para evaluar el efecto que pudiera tener este paisaje a diferentes escalas de tiempo y espacio.

En este mismo sentido, sería interesante por ejemplo probar el efecto que la matriz tiene sobre especies que tienen ciclos de vida más largos, incorporando valores de calidad dinámicos para un mismo tipo de parche dependiendo de si es temporada de secas o lluvias, o de si las parcelas se encuentran en descanso (periodo de barbecho) o trabajadas.

Además, sería de gran valor contar con información más específica sobre dónde en el paisaje se encuentran los diferentes tipos de manejo. El trabajo de campo que hicimos nos permitió tener una primera aproximación sobre la cantidad de agricultura tradicional presente en la zona, pero hace falta información sobre en qué zonas de esta matriz se encuentra dicho tipo de manejo ¿Hay áreas específicas en donde se concentra la agricultura tradicional? ¿O la distribución de los tipos de manejo es completamente heterogénea? ¿Qué diferencias representa la ubicación de dichos parches para distintas especies? ¿Se vuelve menos sensible el modelo a la permeabilidad cuando la posición de los parches de calidad alta no es aleatoria? ¿Qué otros parámetros son relevantes para aumentar la supervivencia en este paisaje?

Los organismos con tasas de reproducción menores tendrán más dificultades en los paisajes donde su capacidad de reproducción se vea todavía más amenazada (Fahrig, 1997) ¿Qué otros factores o cualidades biológicas estamos dejando de lado que son cruciales para el mantenimiento de las poblaciones? Esta pregunta resulta especialmente difícil en el caso de los insectos, pues la razón principal por la que dichas cualidades biológicas no se tomaron en cuenta en este modelo, es porque no están documentadas (i.e, se sabe increíblemente poco sobre la biología de la mayoría de los insectos, comparado por ejemplo con lo que se sabe sobre los vertebrados). ¿De qué otras maneras se puede compensar la capacidad de reproducción? ¿Hay una cantidad de área necesaria de hábitat semi-ideal para compensar la falta de hábitat ideal? ¿O esta sensibilidad se puede disminuir sólo a través del aumento de la interconexión de los parches de hábitat ideal (Liao et al., 2013)? Todas estas preguntas se podrían seguir contestando con base en este modelo.

A partir de los pocos casos con los que trabajamos, parecería que las poblaciones de escarabajos tipo que utilizamos en este trabajo disminuyen drásticamente al aumentar la intensificación del manejo agrícola, representando una gran sensibilidad a la industrialización. Sería importante probar un mayor rango de casos donde se disminuya o aumente la proporción de los diferentes tipos de manejo, para evaluar más precisamente si el decrecimiento de estas poblaciones sigue un patrón de curva cóncava hacia arriba, o cóncava hacia abajo (Ramos et al., 2018), a fin de determinar qué estrategias de paisaje son las más adecuadas para garantizar la manutención de estas especies en este paisaje en específico.

Por último, este modelo también resulta relevante, en cuanto a que se puede utilizar para evaluar el efecto que distintas decisiones políticas podrían tener sobre la gente y las especies en esta zona del país. Recientemente se aprobó el proyecto del Libramiento Sur de Oaxaca, una carretera de 67.5 km con 60 m de ancho y seis entronques que pretende conectar la autopista de Puebla y la carretera federal Tehuantepec-Oaxaca (MIA, 2020). El trazo del proyecto atraviesa parte importante de la matriz con la que trabajamos en este proyecto (cerca de 240 hectáreas), sobre todo las áreas de agricultura de temporal. No es menor el hecho de que dicho proyecto no sólo atravesaría las partes más esenciales para la conservación de las especies en esta zona, sino que el proyecto se aprobó sin

la previa consulta de los ejidos, municipios y comunidades agrarias que atraviesa (Vélez, 2019; Alonso et al., 2021). El mapa que se presenta a continuación (Figura 8) permite visualizar el trazo del proyecto, así como también las zonas de la matriz por las que atravesaría.

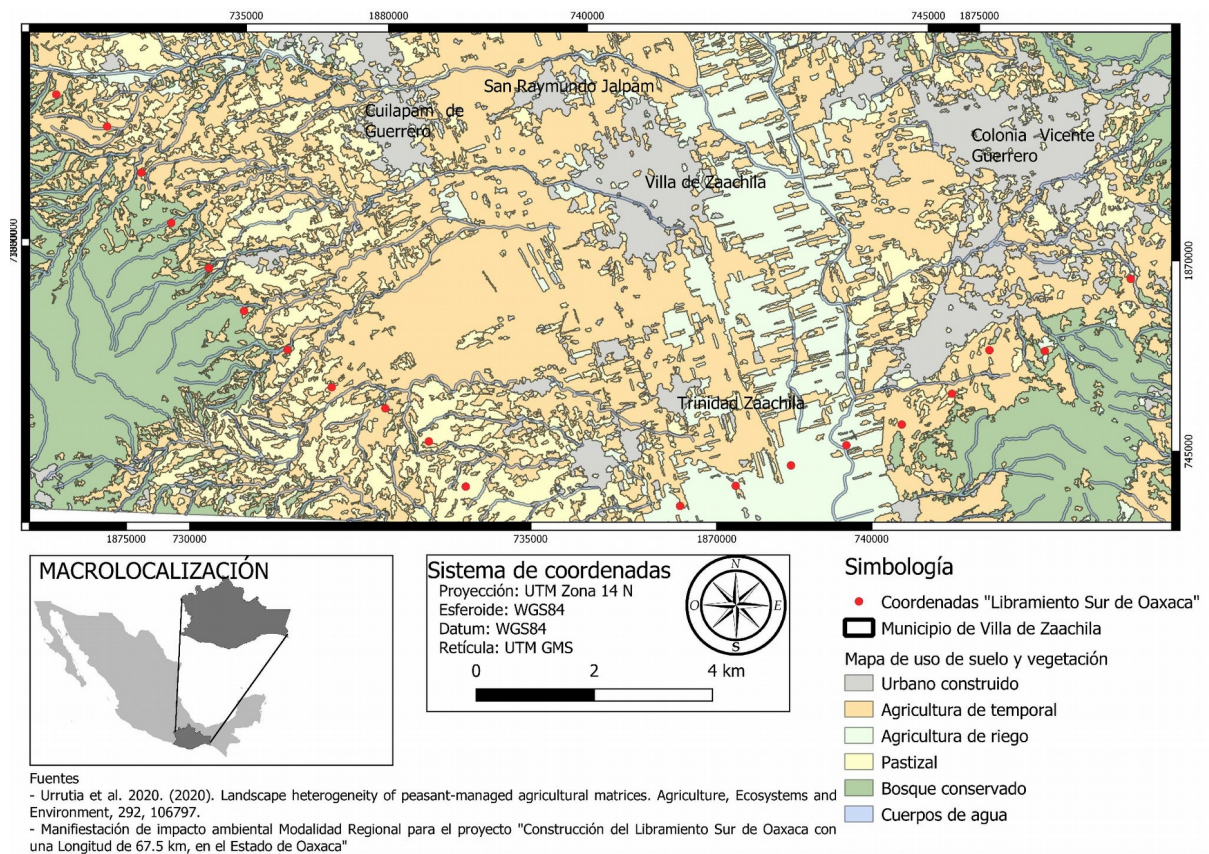


Figura 8. Trazo del proyecto de Libramiento Sur de Oaxaca sobre el mapa de uso de suelo y vegetación del municipio de Zaachila. Elaborado por Ana Laura Urrutia en el 2021

El trazo de este proyecto se podría integrar al modelo a fin de evaluar qué efecto tiene sobre la supervivencia de las especies, o incluso si hay zonas por las que podría pasar este trazo en donde el efecto sería menor.

## CONCLUSIONES

A partir de los resultados del modelo, podemos constatar una vez más cómo una misma matriz puede tener efectos distintos para especies distintas, y que la forma en que las poblaciones disminuyen conforme la matriz pierde permeabilidad, depende de una combinación entre la cantidad de hábitat que se pierde, el arreglo espacial de estos parches, y de las características intrínsecas de las especies (González González et al., 2021).

Urrutia-Cárdenas y colaboradores (2020) habían ya mencionado la importancia que tiene la agricultura de temporal en el paisaje con el que trabajamos, por la interconexión que representa para todos los otros tipos de parches. Los resultados de campo nos permiten estimar, además, que gran mayoría de las zonas de agricultura de temporal presentan manejos tradicionales, si bien existe una gran heterogeneidad dentro de esta categoría de “tradicional”.

Los paisajes heterogéneos que incluyen hábitats de distintos grados de calidad son de gran importancia, en cuanto a que favorecen o permiten el establecimiento y permanencia de diversas especies con requerimientos y características distintas (Liao et al., 2013). Por esto, resulta de extrema relevancia mantener no sólo las áreas de hábitat existentes lo más interconectadas posible, sino además asegurar la permanencia de las condiciones y relaciones sociales y económicas que permiten que los paisajes agrícolas campesinos heterogéneos existan. Para ello, es necesario trabajar de manera conjunta entre la escala de paisaje y escalas locales que se traduzcan en acciones específicas dentro de parcelas individuales sin perder de vista el panorama general (Finegan & Nasi, 2004). Por tanto, y como se mencionó al inicio de este trabajo, se requiere de la colaboración de diferentes actores, a múltiples escalas tanto de tiempo como de espacio (Garnett et al., 2018). Los modelos espacialmente explícitos, como el desarrollado aquí, han comprobado ser valiosas herramientas para integrar información geográfica, ecológica y agronómica o productiva, así como para fungir como punto de encuentro y herramienta de diálogo entre actores diversos (Braasch et al., 2018; García Barrios et al., 2020). El modelo aquí presentado constituye una base sólida para continuar entendiendo colectivamente qué tipos de paisaje permiten o facilitan avanzar hacia la soberanía alimentaria y la conservación de la biodiversidad.

## REFERENCIAS

Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID), Proyecto México para la reducción de emisiones por deforestación y degradación (M-REDD+), The Nature Conservancy, Rainforest Alliance, Woods Hole Research Center, Espacios Naturales y Desarrollo Sustentable AC, Ellis E.A, Romero-Montero J.A, Hernández-Gómez I.U, Anta-Fonseca S, López-Paniagua J.E (2016) Determinantes de deforestación en el estado de Oaxaca. USAID, TNC, M-REDD+, Ciudad de México, México.

Aguilar F, Huebe L (1979) Tipología agrícola del Valle Central de Oaxaca [producción, mercadeo, población, producción forestal, producción animal, Mexico]. Boletín del Instituto de Geografía, 9: 209-253.

Alonso C, Benítez M, Herce MF, Hernández B, Vázquez V, Uscanga A (2021) Análisis Crítico del proyecto de Libramiento Sur de Oaxaca. Consultado en <https://lancis.ecologia.unam.mx/2021-06-14-libramiento-sur-oaxaca/>

Álvarez S, Paas W, Descheemaeker K, Tittonell P, Groot J (2014) *Construcción de tipologías, una forma de manejar la diversidad de las fincas: directrices generales para Humidtropics*. Informe para el Programa de Investigación de CGIAR sobre Sistemas de los Trópicos Húmedos. Grupo de Ciencias de las Plantas, Universidad de Wageningen, Países Bajos.

Andren, H (1994) Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, 71(3): 355-366.

Arellano L, León-Cortés JL, Ovaskainen O (2008) Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. *Landscape Ecology*, 23: 69-78. DOI: 10.1007/s10980-007-9165-8

Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Tabarelli M, Watling JI, Tischendorf L, Benchimol M, Cazetta E, Faria D, Leal IR, Melo FPL, Morante-Filho JC, Santos BA, Arasa-Gisbert R, Arce-Peña N, Cervantes-López MJ, Cudney-Valenzuela S, Galán-Acedo C, San-José M, Vieira ICG, Slik JWF, Nowakowski AJ, Tscharrntke T (2020) Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, doi: 10.1111/ele.13535

Balmford A, Green RE, Scharlemann JPW (2005) Sparing land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. *Global Change Biology*, 11:1594-1605

Balmford A, Green R, Phalan B (2012) What conservationists need to know about farming. *Proceedings of the Royal Society B*, 1-11. doi.org/10.1098/rspb.2012.0515

Bátary P, Báldi A, Kleijn D, Tscharrntke T (2011) Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 278(1713), 1894-1902. doi.org/10.1098/rspb.2010.1923

Bátary P, Báldi A, Ekroos J, Gallé R, Grass I, Tscharrntke T (2020) Landscape perspectives on farmland biodiversity conservation (review). *Biología Futura*. doi.org/10.1007/s42977-020-00015-7

Benítez M, Fornoni J, García-Barríos L, López R (2014) Dynamical networks in agroecology: the milpa as a model system. En O. M. Mariana Benitez, *Frontiers in Ecology, Evolution and Complexity* (págs. 1-11). Mexico City: CopIt-arXive.

Benítez M (2018) Ecological evolutionary developmental biology in dialogue with agroecology: The Milpa as a model system. *Interdisciplina*, 6(14): 69-87.

Beynon SA, Mann DJ, Slade EM, Lewis OT (2012) Species-rich dung beetle communities buffer ecosystem services in perturbed agro-ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 49: 1365-1372. doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02210.x

- Braasch M, García-Barríos L, Cortina-Villar S, Huber-Sannwald E, Ramírez-Marcial N (2018) TRUE GRASP: Actors visualize and explore hidden limitations of an apparent win-win land management strategy in a MAB reserve. *Environmental Modelling & Software*, 105:153-170
- Braga RF, Korasaki V, Andresen E, Louzada J (2013) Dung Beetle Community and Functions along a Habitat-Disturbance Gradient in the Amazon: A Rapid Assessment of Ecological Functions Associated to Biodiversity. *PLoS ONE*, 8(2): e57786. doi:10.1371/journal.pone.0057786
- Butsic V, Kuemmerle T (2015) Using optimization methods to align food production and biodiversity conservation beyond land sharing and land sparing. *Ecological Applications*, 25(3): 589–595.
- Campbell BM, Beare DJ, Bennett EM, Hall-Spencer JM, Ingram JSI, Jaramillo F, Ortiz R, Ramankutty N, Sayer JA, Shindell D (2017) Agriculture production as a major driver of the Earth system exceeding planetary boundaries. *Ecology and Society*, 22(4):8. doi.org/10.5751/ES-09595-220408
- Carmenta R, Coomes DA, DeClerck FAJ, Hart AK, Harvey CA, Milder J, Reed J, Vira B, Estrada-Carmona N (2020) Characterizing and Evaluating Integrated Landscape Initiatives. *One Earth*, 2: 174 - 187.
- da Silva PG, Medina-Hernández MI (2015) Spatial Patterns of Movement of Dung Beetle Species in a Tropical Forest Suggest a New Trap Spacing for Dung Beetle Biodiversity Studies. *PloS One*, 10(5) doi: 10.1371/journal.pone.0126112
- ENA - INEGI 2017 (Encuesta Nacional Agropecuaria - Instituto Nacional de Estadística y Geografía). Consultada en <https://www.inegi.org.mx/programas/ena/2017/> el 28 de Mayo del 2020.
- Escobar F, Halffter G, Solís A, Halffter V, Navarrete D (2008) Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1584-1592. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01551.x
- Espírito-Santo MM, Leite ME, Silva JO, Barbosa RS, Rocha AM, Anaya FC, Dupin MG (2016) Understanding patterns of land-cover change in the Brazilian Cerrado from 2000 to 2015. *Philosophical transactions Royal Society B*, 37: 1-11.
- Fahrig L, Pedlar JH, Pope SE, Taylor PD, Wegner JF (1995) Effect of road traffic on amphibian density. *Biological Conservation*, 73: 177-182.
- Fahrig L (1997) Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 61(3): 603-610.
- Fahrig L (2001) How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 100: 65-74.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2): 101-112
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2017). Obtenido de FAOSTAT: [http://faostat.fao.org/static/syb/syb\\_5000.pdf](http://faostat.fao.org/static/syb/syb_5000.pdf)
- Favila ME, Halffter G (1997) The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mexicana* (n.s.), 7: 1-25.
- Fincher GT (1973) Dung beetles as biological control agents for gastrointestinal parasites of livestock. *J. Parasitol*, 59: 396–399.
- Finegan B & Nasi R (2004) The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. En G. Schroth, G. A. B. da Fonseca, C. A. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcelos, and A. M. N. Izac, (eds.) *Agroforestry*

and biodiversity Conservation of Tropical Landscapes. Island Press Washington 153-197

Fischer J, Abson DJ, Butsic V, Chappell MJ, Ekroos J, Hanspach J, Kuemmerle T, Smith HG, von Wehrden H (2014) Land sparing versus land sharing: moving forward. Conservation Letters, 7: 149-157.

Franklin JF, Lindenmayer DB (2009) Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. PNAS, 106 (2): 349-350.

Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global Consequences of Land Use (Review). Science, 309: 570 - 574.

Gómez J, Mora E (2000) Aspectos autoecológicos y distribución local de *Phanaeus (Phanaeus) prasinus* Harold, 1868 (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Venezuela. Memoria, 60 (153)

García R (2006) *Sistemas Complejos*. Barcelona, España: Editorial Gedisa.

García-Barrios L, Rivera-Núñez T, Cruz-Morales J, Urllapideta-Carrasco J, Castro-Salcido E, Peña Azcona I, Martínez-López O, López-Cruz A, Morales M, Espinoza J (2020) *The Flow of Peasant Lives: A board game to simulate livelihood strategies and trajectories resulting from complex rural household decisions*. Ecology and Society 25(4):48.

García-Jácome LG, García-Frapolli E, Bonilla-Moheno M, Rangel-Rivera CE, Benítez M, Ramos-Fernández G (2020) Multiple Resource Use Strategies and Resilience of a Socio-Ecosystem in a Natural Protected Area in the Yucatan Peninsula, Mexico. Front. Sustain. Food Syst., 4:522657. doi: 10.3389/fsufs.2020.522657

Garnett ST, Burgess ND, Fa JE, Fernández-Llamazares A, Molnár Z, Robinson CJ, Watson JEM, Zander KK, Austin B, Brondizio ES, Collier NF, Duncan T, Ellis E, Geyle H, Jackson MV, Jonas H, Malmer P, McGowan B, Sivongxay A, Leiper I (2018) A spatial overview of the global importance of Indigenous lands for conservation. Nature Sustainability, 1: 369-374

González González C, López-Martínez R, Hernández-López S, Benítez M (2016) A dynamical model to study the effect of landscape agricultural management on the conservation of native ecological networks. Agroecology and Sustainable Food Systems, 40(9): 922-940.

González González C (2018) *Caracterización de la diversidad de coleópteros como indicadora de los tipos de manejo agrícola contrastantes en la Villa de Zaachila, Oaxaca*. Ciudad de México: Instituto de Ecología, UNAM.

González Gonzáles C, Lara-García T, Jardón-Borbolla L, Benítez M (2020) Linking coleopteran diversity with agricultural management of maize agroecosystems in Oaxaca, Mexico. Frontiers in Sustainable Food Systems.

González González C, Urrutia-Cárdenas A, Alonso-Fernández C, Mora Van Cauwelaert E, Castro-Campero L, García-Jacome LG, (...), Benítez M (2021) Agricultura, biodiversidad y diversidad cultural en paisajes campesinos: Una relación de mutua determinación. En Benítez M, Rivera-Núñez T, García-Barrios L (compiladores), *Agroecología y Sistemas complejos - Planteamientos epistémicos, casos de estudio y enfoques metodológicos*. 51-67. México CDMX: CopIt-arXives y SOCLA.

Goodwin BJ, Fahrig L (2002) How does landscape structure influence landscape connectivity?. OIKOS, 99: 552-570.

Grau R, Kuemmerle T, Macchi L (2013) Beyond "land sparing versus land sharing": environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. Current Opinion in Environmental Sustainability, 5: 477-483.

Grimm V, Berger U, DeAngelis DL, Polhill JG, Giske J, Railsback SF (2010) The ODD protocol: A review and first update. Ecological Modelling, 221: 2760-2768. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019



- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG (2013) High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342: 850- 853.
- Hanski I, Cambefort Y (1991) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press.
- Herzog F, Schüepp C (2013) Are land sparing and land sharing real alternatives for European agricultural landscapes? *Aspects of Applied Biology*, 121: 109-116.
- Holter P (2000) Particle feeding in *Aphodius* Dung Beetles (Scarabaeidae): Old Hypotheses and New Experimental Evidence. *Functional Ecology*, 14(5): 631-637
- INEGI (2010) *Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso de suelo y vegetación: Escala 1 : 250 000. Serie III (continui nacional)* Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.
- INEGI (2016) *Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1: 250 000. Serie VI (continuo nacional)* Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.
- Izquierdo LR, Galán JM, Santos JI, del Olmo R (2008) Modelado de sistemas complejos mediante simulación basada en agentes y mediante dinámica de sistemas. *EMPIRIA. Revista de Metodología de Ciencias Sociales*, 16: 85-112.
- Kennett DJ, Winterhalder B (Editors) (2006) *Behavioral Ecology and the transition to Agriculture*. University of California Press
- Kruess A, Tscharntke T (1994) Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264: 1581-1584.
- Larsen TH, Lopera A, Forsyth A (2008) Understanding Trait-Dependent Community Disassembly: Dung Beetles, Density Functions, and Forest Fragmentation. *Conservation Biology*, 22(5): 1288–1298  
DOI: 10.1111/j.1523-1739.2008.00969.x
- Levin S, Xepapadeas T, Crépin A-S, Norberg J, de Zeeuw A, Folke C, Hughes T, Arrow K, Barrett S, Daily G, Ehrlich P, Kautsky N, Mäler K-G, Polasky S, Troell M, Vincent JR, Walker B (2013) Social-ecological systems as complex adaptive systems: modeling and policy implications. *Environment and Development Economics*, 18: 111-132 DOI:10.1017/S1355770X12000460
- Levins R (1966) The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54(4): 421-431.
- Levins R (1969) Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3): 237–240.
- Lewontin RC, Berlan JP (1986) Technology, research and the penetration of capital: The case of U.S. Agriculture. *Science, Technology, and Capitalism*, 21-34.
- Liao J, Li Z, Hiebeler DE, Iwasa Y, Bogaert J, Nijs I (2013) Species persistence in landscapes with spatial variation in habitat quality: A pair approximation model. *Journal of Theoretical Biology*. 335: 22-30.
- Losey JE, Vaughan M (2006) The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *Bioscience*, 56(4): 311-323.
- Martin AE, Collins SJ, Crowe S, Girard J, Naujokaitis-Lewis I, Smith AC, Lindsay K, Mitchel S, Fahrig L (2020) Effects of farmland heterogeneity on biodiversity are similar to - or even larger than - the effects of farming practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 288. doi.org/10.1016/j.agee.2019.106698
- McGarigal K, Marks BJ (1995) *Fragstats: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*, general technical report PNW-GTR-351. US Forest Service Pacific Northwest Research Station, Portland,

Oregon, USA

MIA, 2020. *Manifestación de impacto ambiental modalidad regional construcción del libramiento sur de Oaxaca, con una longitud de 67.5 km, en el estado de Oaxaca, promovido por la dirección general de Carreteras de la Secretaría de Comunicaciones y Transportes (SCT)*. Clave 200A2019V0071

Mitchell M (2009) *Complexity, a guided tour*. New York: Oxford University Press.

Mora E (2017) *Diagnóstico del movimiento comercial del maíz y de las razones económicas y culturales-simbólicas para la siembra del maíz criollo en la Villa de Zaachila, Oaxaca*. España: Universidad Internacional de Andalucía.

Nagamine K, Ishikawa Y, Hoshizaki S (2016) Insights into how Longicorn Beetle larvae determine the timing of metamorphosis: Starvation-induced mechanism revisited. *PLOS ONE*, 11(8)

Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M, Vulinec K, The Scarabaeinae Research Network (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137: 1-19

Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezcuita S, Favila ME, The Scarabaeinae Research Network (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141: 1461-1474. doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011

Noriega JA, March-Salas M, Pertierra LR, Vulinec K (2020) Spatial partitioning of perching on plants by tropical dung beetles depends on body size and leaf characteristics: a sit-and-wait strategy for food location. *Ecological Entomology*. DOI: 10.1111/een.12898

Ong TW, Li K, Lucatero A, Pak D, Hawkes L, Hunter M, Vandermeer J (2020) Taylor Made Landscapes: Using Taylor's Law to Scale Between Metapopulations and Source-Sinks in Urban Garden Space. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4(46). doi: 10.3389/fsufs.2020.00046

Ortega-Álvarez R, Casas A, Figueroa F, Sánchez-González LA (2018) Producir y conservar: nuevos horizontes en torno a los modelos de integración y separación territorial. *Sociedad y Ambiente*, (18): 11-44.

Parry HR, Evans AJ, Morgan D (2006) Aphid population response to agricultural landscape change: A spatially explicit, Individual Based Model. *Ecological Modelling*, 199(4): 451-463.

Pengue WA (2009) Agrofuels and Agrifoods: Counting the Externalities at the Major Crossroads of the 21st Century. *Bulletin of Science, Technology & Society*, 29 (3): 167-179.

Pereira D, Kohlmann B (2012) Estudio de Biogeografía de Islas en agroecosistemas de banano mediante el uso de escarabajos coprófagos como bioindicadores ecológicos. *Tierra Tropical*, 8: 95-113.

Perfecto I, Vandermeer J, Wright A (2009) *Nature's Matrix*. UK: Earthscan.

Perfecto I, Vandermeer J (2010) The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107: 5786-5791

Perfecto I, Vandermeer J (2012) Separación o integración para la conservación de biodiversidad: la ideología detrás del debate "land-sharing" frente a "land-sparing". *Ecosistemas*, 21(1-2): 180-191.

Perfecto I, Vandermeer J, Philpott SM (2014) Complex Ecological Interactions in the Coffee Agroecosystem. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45:137-58

Phalan B, Onial M, Balmford A, Green RE (2011) Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science*, 1289-1291.

Phalan B, Green RE, Dicks LV, Dotta G, Feniuk C, Lamb A, Strassburg BBN, Williams DR, zu Ermgassen EKJ,

- Balmford A (2016) How can higher-yield farming help to spare nature? Mechanisms to link yield increases with conservation. *Science*, 450-451
- Price DL, May ML (2009) Behavioral ecology of *phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana*, 25(1): 211-238.
- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS*, 105(52): 20770–20775. doi.org/10.1073/pnas.0806080105
- Ramírez-Ponce A, Calderón-Patrón JM, Guzmán Vásquez HM, Moreno CE (2019) Biotic heterogeneity among scarab beetle communities in an anthropized landscape in the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. *Journal of Insect Conservation*. doi.org/10.1007/s10841-019-00169-3
- Ramos I, González González C, Urrutia AL, Mora Van Cauwelaert E, Benítez M (2018) Combined effect of matrix quality and spatial heterogeneity on biodiversity decline. *Ecological Complexity*, 36: 261-267. doi.org/10.1016/j.ecocom.2018.10.001
- Ramos-Pérez I (2020) *La heterogeneidad espacial en regiones de México con distintas estrategias de producción y conservación: tendencias en el tiempo y su relación con la conservación de la biodiversidad*. Ciudad de México: Instituto de Ecología, UNAM.
- Reynoso-Santos R, Valdez-Lazalde JR, Escalona-Maurice MJ, de los Santos-Posadas HM, Pérez-Hernández MJ (2016) Cadenas de Markov y autómatas celulares para la modelación de cambio de uso de suelo. *Ingeniería hidráulica y ambiental*, 37(1): 72-81
- Rockström J, Steffen W, Noone K, Persson A, Chapin FS, Lambin EF, Lenton T M, Scheffer M, Folke C, Schellnhuber HJ, Nykvist B, de Wit CA, Hughes T, van der Leeuw S, Rodhe H, Sörlin S, Snyder PK, Costanza R, Svedin U, Falkenmark M, Karlberg L, Corell RW, Fabry VJ, Hansen J, Walker B, Liverman D, Richardson K, Crutzen P, Foley JA (2009) A safe operating space for humanity. *Nature*, 461: 472-475. doi.org/10.1038/461472a
- Rojas-Zárate Y, Mondragón D (2016) Bromelias epífitas del distrito de Zaachila, Oaxaca, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(1): 252-254. https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.003
- Roslin T (2000) Dung beetle movements at two spatial scales. *OIKOS*, 91: 323-335
- Roslin T (2001) Spatial population structure in a patchily distributed beetle. *Molecular Ecology*, 10: 823 – 837
- Roslin T, Viljanen H (2011) Dung beetle populations: Structure and Consequences, en *Ecology and Evolution of Dung Beetles*, Primera edición. Editado por Leigh W. Simmons y T. James Ridsdill-Smith. Blackwell Publishing Ltd.
- Sánchez-de-Jesús HA, Arroyo-Rodríguez V, Andresen E, Escobar F (2015) Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology*, 31(4): 843-854. DOI: 10.1007/s10980-015-0293-2
- Sarkar S (2021) Exorcising Race and Empire from American Nature Conservation. *BioScience* XX: 1-3. doi:10.1093/biosci/biab059
- Saunders ME, Luck GW, Gurr GM (2014) Keystone resources available to wild pollinators in a winter-flowering tree crop plantation. *Agricultural and Forest Entomology*. DOI: 10.1111/afe.12084
- Shaffer ML (1981) Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31(2):131-134. DOI: 10.2307/1308256
- SIAP - SAGARPA 2018 (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera - Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación) Consultada en https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/ el

28 de Mayo del 2020.

Scholtz CH, Davis ALV, Kryger U (2009) *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. Pensoft Publishers

Storck-Tonon D, José da Silva R, Sawaris L, Vaz-de-Mello FZ, José da Silva D, Peres CA (2020) Habitat patch size and isolation drive the near-complete collapse of Amazonian dung beetle assemblages in a 30-year-old forest archipelago. *Biodiversity and Conservation*, 29: 2419-2438

Torres-Rojo J, Magaña-Torres OS, Moreno-Sánchez F (2016) Predicción del cambio de uso/cobertura arbolada en México a través de probabilidades de transición. *Agrociencia*, 50: 769-785

Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*, 17: 229-239.

Urrutia-Cárdenas AL (2019) *Caracterización de la heterogeneidad espacial de un paisaje semi rural en Oaxaca*. CDMX: Instituto de Ecología.

Urrutia-Cárdenas AL, González González C, Mora Van Cauwelaert E, Rosell JA, García-Barrios L, Benítez M (2020) Landscape heterogeneity of peasant-managed agricultural matrices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 292. doi.org/10.1016/j.agee.2019.106797

Vandermeer J, Perfecto I (2006) The Agricultural Matrix and a Future Paradigm for Conservation. *Conservation Biology*, 21(1): 274-277. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00582.x

Velázquez A, Durán E, Mas JF, Bray DB, Bocco G (2005) Situación actual y prospectiva del cambio de la cubierta vegetal y usos del suelo en México. 391-416. En: Zúñiga HE (Coordinadora). *México ante los Desafíos de Desarrollo del Milenio*. Consejo Nacional de Población, México D.F. (ISBN 970-628-845-7)

Vélez, O (28 de noviembre de 2019) Se opone Ixtlahuaca al Libramiento Sur. Defenderán campesinos sus tierras. *NVI Noticias*. Disponible en:

<https://www.nvinoticias.com/nota/131916/se-opone-ixtlahuaca-al-libramiento-sur>

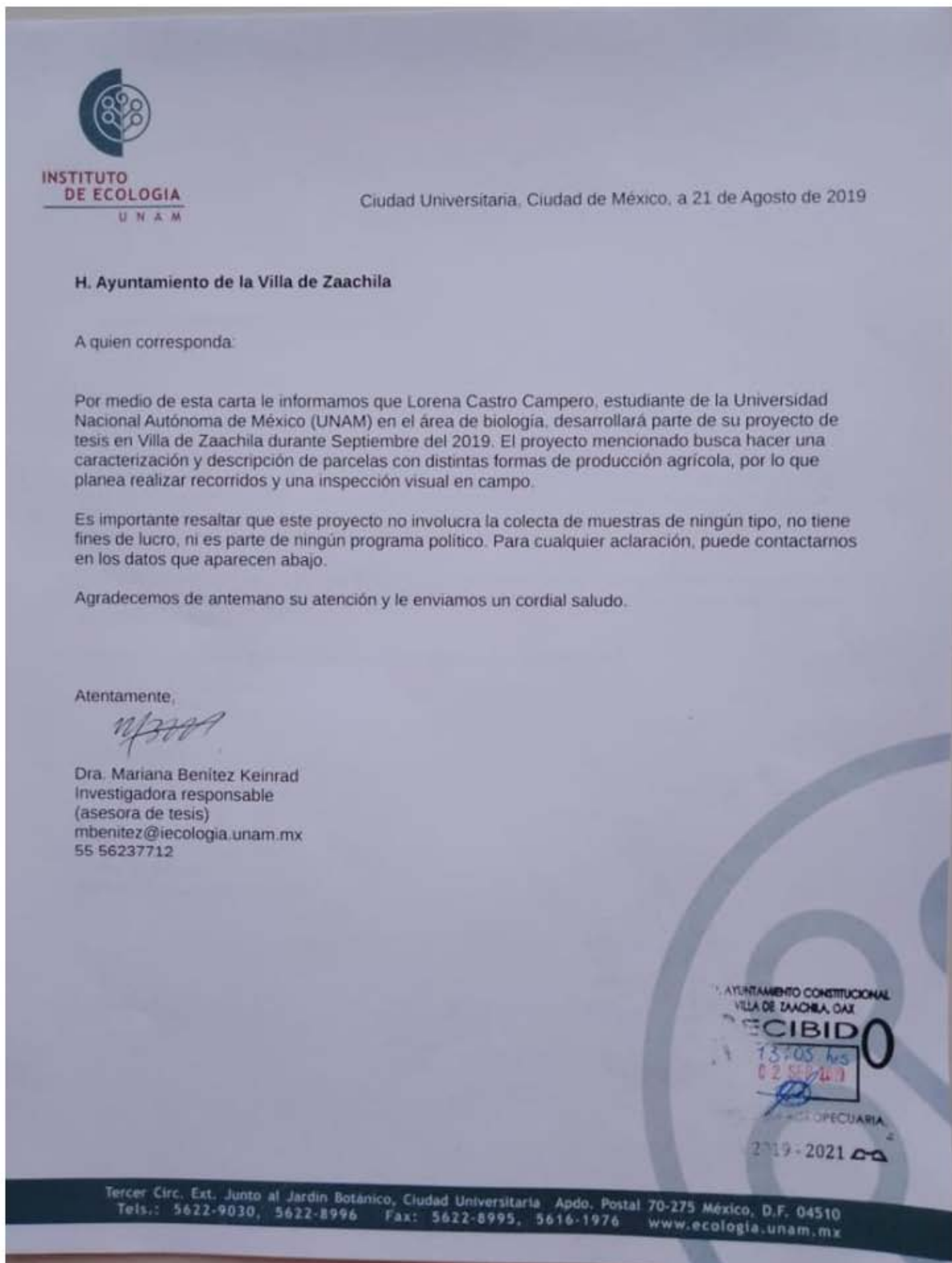
Waggoner, P (1996) How much land can 10 billion people spare for Nature? *Daedalus*, 125(3): 73- 93.

Wilensky U, Rand W (2015) *An Introduction to Agent Based Modeling*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.

WorldStat (2014) *WorldStat Info*. Obtenido de WorldStat Info: <http://es.worldstat.info/World/Land>

## ANEXOS

### Anexo 1 - Cartas firmadas por los municipios que visitamos durante el trabajo de campo





INSTITUTO  
DE ECOLOGIA  
UNAM

Ciudad Universitaria, Ciudad de México, a 21 de Agosto de 2019

#### H. Ayuntamiento de Trinidad Zaachila

A quien corresponda:

Por medio de esta carta le informamos que Lorena Castro Campero, estudiante de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) en el área de biología, desarrollará parte de su proyecto de tesis en Trinidad Zaachila durante Septiembre del 2019. El proyecto mencionado busca hacer una caracterización y descripción de parcelas con distintas formas de producción agrícola, por lo que planea realizar recorridos y una inspección visual en campo.

Es importante resaltar que este proyecto no involucra la colecta de muestras, no tiene fines de lucro, ni es parte de ningún programa político. Para cualquier aclaración, puede contactarnos en los datos que aparecen abajo.

Agradecemos de antemano su atención y le enviamos un cordial saludo.

Atentamente,

Dra. Mariana Benitez Keinrad  
Investigadora responsable  
(asesora de tesis)  
mbenitez@iecologia.unam.mx  
55 56237712



REGIDURÍA DE  
DESARROLLO  
RURAL ECONÓMICO  
Y DE DEPORTES  
Mpio. Trinidad  
Zaachila  
Ota. Zaachila, Oax.  
2018 - 2021

Recibi original

2 Septiembre 2019

## Anexo 2 - ANOVAS

### 1. Efecto de los cambios en la configuración de la matriz

#### 1.1. Comparación entre proyección actual y proyección a 15 años

Tabla 12. Comparación de la supervivencia total entre los casos 2 y 3 para hábitat = agrícola .

		Vagilidad alta, Matriz permeabilidad baja	Vagilidad baja, Matriz permeabilidad baja	Vagilidad alta, Matriz permeabilidad alta	Vagilidad baja, Matriz permeabilidad alta
<b>Caso 3 - Matriz Actual</b>	Mean	2045.81	11064.58	2185.1	11231.34
	SD	139.211	303.663	159.900	320.805
	SE	13.921	30.366	15.990	32.080
<b>Caso 2 - Matriz con proyección a 15 años</b>	Mean	1697.02	10640.82	1748.81	10722.64
	SD	124.666	365.214	113.036	398.070
	SE	12.466	36.521	11.303	39.807
		ANOVA	ANOVA	Welch	ANOVA
	<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001
	<b>r</b>	0.79	0.53	0.99	0.99

Tabla 13. Comparación de la supervivencia total entre los casos 2 y 3 para hábitat = agrícola + bosques + pastizal .

		Vagilidad alta, Matriz permeabilidad baja	Vagilidad baja, Matriz permeabilidad baja	Vagilidad alta, Matriz permeabilidad alta	Vagilidad baja, Matriz permeabilidad alta
--	--	---	---	---	---

<b>Caso 3 - Matriz Actual</b>	Mean	4386.96	16774.68	4542.07	16837.89
	SD	178.001	380.157	183.244	436.801
	SE	17.800	38.015	18.324	43.680
<b>Caso 2 - Matriz con proyección a 15 años</b>	Mean	3957.19	16591.96	4133.89	16707.87
	SD	196.573	396.558	166.757	353.356
	SE	19.657	39.655	16.675	35.335
		ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
	<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	> .05
	<b>r</b>	0.75	0.75	0.22	0.1

## 2. Efecto de los cambios en la permeabilidad de los parches

### 2.1. Aumento en la permeabilidad de los parches urbanos

Tabla 14. Caso 2 - Comparación del efecto de la permeabilidad de los parches urbanos sobre la supervivencia de los escarabajos para hábitat = matriz.

		Mean	SD	SE		<b>p</b>	<b>r</b>
<b>VA</b>	<b>Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana baja (A3P3B3U1)</b>	1697.02	124.666	12.466	ANOVA	> .05	0.03
	<b>Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana alta (A3P3B3U2)</b>	1688.22	126.165	12.616			
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana baja (A3P6B6U1)</b>	1748.81	113.036	11.303	ANOVA	> .05	0.11
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana alta (A3P6B6U2)</b>	1775.35	110.000	11.000			



VB	Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana baja (A3P3B3U1)	10640.82	365.214	36.521	ANOVA	> .05	0.02
	Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana alta (A3P3B3U2)	10656.27	325.574	32.557			
	Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana baja (A3P6B6U1)	10722.64	398.070	39.807	ANOVA	> .05	0.09
	Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana alta (A3P6B6U2)	10793.96	351.818	35.181			

Tabla 15. Caso 2 - Comparación del efecto de la permeabilidad de los parches urbanos sobre la supervivencia de los escarabajos para hábitat = agrícola + bosque + pastizal.

		Mean	SD	SE		p	r
VA	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana baja (A3P3B1U1)	3957.19	196.573	19.657	ANOVA	1	0.01
	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana alta (A3P3B1U2)	3952.53	159.766	15.976			
	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana baja (A3P3B9U1)	1774.33	139.016	13.901	ANOVA	> .05	0.12
	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana alta (A3P3B9U2)	1805.77	120.608	12.060			
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana baja (A3P6B1U1)	4133.89	166.757	16.675	ANOVA	> .05	0.03
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana alta (A3P6B1U2)	4121.71	159.930	15.993			
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana baja (A3P6B9U1)	1867.68	138.169	13.816	ANOVA	> .05	0.03
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana alta (A3P6B9U2)	1857.3	144.514	14.451			
VB	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana baja (A3P3B1U1)	16591.96	396.558	39.655	ANOVA	1	0.005
	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana alta (A3P3B1U2)	16596.49	425.635	42.563			
	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana baja (A3P3B9U1)	10967.03	392.725	39.272	ANOVA	> .05	0.03

	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana alta (A3P3B9U2)	10991.38	365.095	36.509			
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana baja (A3P6B1U1)	16707.87	353.356	35.335	ANOVA	> .05	0.07
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana alta (A3P6B1U2)	16658.74	323.067	32.306			
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana baja (A3P6B9U1)	11131.22	374.734	37.473	ANOVA	> .05	0.05
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana alta (A3P6B9U2)	11090.2	348.306	34.830			

Tabla 16. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad de los parches urbanos sobre la supervivencia de los escarabajos para hábitat = agrícola.

		Mean	SD	SE		p	r
VA	Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana baja (A3P3B3U1)	2045.81	139.211	13.921	ANOVA	1	0.06
	Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana alta (A3P3B3U2)	2062.64	128.893	12.889			
	Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana baja (A3P6B6U1)	2185.1	159.900	15.990	ANOVA	1	0.14
	Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana alta (A3P6B6U2)	2139.73	157.488	15.748			
VB	Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana baja (A3P3B3U1)	11064.58	303.663	30.366	ANOVA	1	0.10
	Permeabilidad general baja, permeabilidad urbana alta (A3P3B3U2)	11136.42	379.065	37.906			
	Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana baja (A3P6B6U1)	11231.34	320.805	32.080	ANOVA	1	0.04
	Permeabilidad general alta, permeabilidad urbana alta (A3P6B6U2)	11265.28	397.838	39.783			

Tabla 17. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad de los parches urbanos sobre la supervivencia de los escarabajos para hábitat = agrícola + bosque + pastizal.

		Mean	SD	SE		p	r

VA	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana baja (A3P3B1U1)	4386.96	178.001	17.800	ANOVA	> .05	0.07
	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana alta (A3P3B1U2)	4361.99	171.058	17.105			
	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana baja (A3P3B9U1)	2141.78	151.228	15.122	ANOVA	> .05	0.04
	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana alta (A3P3B9U2)	2156.12	147.970	14.797			
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana baja (A3P6B1U1)	4542.07	183.244	18.324	ANOVA	1	0.006
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana alta (A3P6B1U2)	4544.74	188.048	18.804			
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana baja (A3P6B9U1)	2247.17	142.486	14.248	ANOVA	> .05	0.11
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana alta (A3P6B9U2)	2280.6	152.813	15.281			
VB	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana baja (A3P3B1U1)	16774.68	380.157	38.015	ANOVA	> .05	0.08
	Permeabilidad general baja, bosques alta, urbana alta (A3P3B1U2)	16705.38	398.899	39.889			
	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana baja (A3P3B9U1)	11427.88	371.982	37.198	ANOVA	> .05	0.03
	Permeabilidad general baja, bosques baja, urbana alta (A3P3B9U2)	11456.02	402.052	40.205			
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana baja (A3P6B1U1)	16837.89	436.801	43.680	ANOVA	> .05	0.05
	Permeabilidad general alta, bosques alta, urbana alta (A3P6B1U2)	16887.53	440.210	44.021			
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana baja (A3P6B9U1)	11543.68	374.184	37.418	ANOVA	1	0.01
	Permeabilidad general alta, bosques baja, urbana alta (A3P6B9U2)	11556.67	366.120	36.612			

## 2.2. Aumento en la permeabilidad de los bosques

Tabla 18. Caso 1 - Comparación del efecto de la permeabilidad de los pastizales sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad alta y baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliBaja
VA	Permeabilidad baja A1A3P3B1U1	Mean	456.45	449.68	1.49	3.32	0.25	3.57
		SD	19.667	19.534	1.193	1.984	0.5	2.001
		SE	1.966	1.953	0.119	0.198	0.05	0.2
	Permeabilidad alta A1A3P6B1U1	Mean	461.36	453.57	2.42	3.45	0.25	3.7
		SD	22.865	22.189	1.478	2.021	0.5	2.162
		SE	2.286	2.218	0.147	0.202	0.05	0.216
VB	Permeabilidad baja A1A3P3B1U1	Mean	456.9	450	1.36	3.5	0.3	3.8
		SD	20.399	20.483	0.969	1.726	0.522	1.734
		SE	2.039	2.048	.009	0.172	0.052	0.173
	Permeabilidad alta A1A3P6B1U1	Mean	459.99	452.23	2.2	3.76	0.28	4.04
		SD	22.118	21.953	1.363	1.875	0.604	1.963
		SE	2.211	2.195	0.136	0.187	0.06	0.196
			ANOVA	ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<i>p</i>	> .05	> .05	*	> .05	> .05	> .05

\*Para el caso de pastizales, no hay diferencias significativas ( $p < 0.005$ ,  $r = 0.39, 0.27$ ) entre la vagilidad alta y baja, pero sí hay diferencias ( $p > 0.05$ ) entre los

diferentes escenarios de permeabilidad de la matriz.

Tabla 20. Caso 2 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
VA	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja A1A3P3B9U1	Mean	1774.33	17.05	18.84	1674.44	50.77	1632.37	92.84
		SD	139.016	4.965	5.161	133.415	10.209	128.492	10.630
		SE	13.901	0.496	0.516	13.341	1.020	12.849	1.063
	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta A1A3P3B1U1	Mean	3957.19	1499.15	30.8	2328.53	74.24	2271.26	131.51
		SD	196.573	53.150	6	164.115	13.791	160.217	14.704
		SE	19.657	5.315	0.6	16.411	1.379	16.021	1.470
			Welch	Welch	ANOVA	ANOVA	Welch	ANOVA	Welch
		<b>p</b>	< .001	< .001	> .05	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	0.99	0.73	0.91	0.99	0.91	0.99

Tabla 21. Caso 2 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
VB	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja	Mean	10967.03	83.93	28.3	10647.13	195.79	10324.96	517.96
		SD	392.725	11.213	5.032	382.489	25.262	371.066	29.572

	<b>(A1A3P3B9U1)</b>	SE	39.272	1.121	0.503	38.248	2.526	37.106	2.957
	<b>Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta (A1A3P3B1U1)</b>	Mean	16591.96	4198	33.31	12127.49	218.02	11756.19	589.32
		SD	396.558	100.897	6.395	376.151	25.747	360.576	30.226
		SE	39.655	10.089	0.639	37.615	2.574	36.057	3.022
			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	1	< .001	> .05	< .001	> .05
		<b>r</b>	0.99	1	0.4	0.88	0.39	0.89	0.76

Tabla 22. Caso 2 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			<b>Total</b>	<b>Bosque</b>	<b>Pastizal</b>	<b>Temporal</b>	<b>Riego</b>	<b>CaliAlta</b>	<b>CaliBaja</b>
<b>VA</b>	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)</b>	Mean	1867.68	20.31	29.6	1749.4	53.99	1706.21	97.18
		SD	138.169	5.809	6.469	132.380	9.665	127.333	10.839
		SE	13.816	0.580	0.646	13.238	0.966	12.733	1.083
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)</b>	Mean	4133.89	1546.14	49.29	2437.31	74.85	2373.78	138.38
		SD	166.757	58.489	8.220	142.542	12.050	136.522	14.094
		SE	16.675	5.848	0.822	14.254	1.205	13.652	1.409
			Welch	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA	Welch

		<b>p</b>	< .001	< .001	> .05	< .001	> .05	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	1	0.80	0.92	0.69	0.92	0.85

Tabla 23. Caso 2 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
<b>VB</b>	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)</b>	Mean	11131.22	84.34	44.64	10790.24	199.73	10467.9	522.07
		SD	374.734	10.809	7.227	364.564	25.021	351.214	31.785
		SE	37.47	1.080	0.722	36.456	2.502	35.121	3.178
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)</b>	Mean	16707.87	4221.51	52.12	12197.49	220.81	11825.84	592.46
		SD	353.356	92.339	5.927	329.350	25.013	317.257	26.858
		SE	35.335	9.233	0.592	32.935	2.501	31.725	2.685
			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	1	< .001	> .05	< .001	> .05
		<b>r</b>	0.99	1	0.49	0.89	0.38	0.89	0.76

Tabla 24. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
--	--	--	-------	--------	----------	----------	-------	----------	----------

VA	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja (A3P3B9U1)	Mean	2141.78	18.9	22.32	2001.68	86.19	1972.37	115.5
		SD	151.228	5.657	4.945	145.970	13.414	141.395	12.849
		SE	15.122	0.565	0.494	14.597	1.341	14.139	1.284
	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta (A3P3B1U1)	Mean	4386.96	1491.05	36.86	2724.26	110.78	2676.95	158.09
		SD	178.001	52.501	6.776	153.643	15.009	146.399	15.675
		SE	17.800	5.250	0.677	15.364	1.500	14.639	1.567
			ANOVA	Welch	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	> .05	< .001	> .05
		<b>r</b>	0.98	1	0.99	0.92	0.65	0.92	0.83

Tabla 25. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
VB	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja (A1A3P3B9U1)	Mean	11427.88	83.76	30.25	11094.66	207.94	10766.96	535.64
		SD	371.982	11.755	5.230	366.687	21.983	356.871	26.000
		SE	37.198	1.175	0.523	36.668	2.198	35.687	2.600
	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta (A1A3P3B1U1)	Mean	16774.68	3934.23	34.77	12558.04	233.06	12183.26	607.84
		SD	380.157	95.536	6.604	347.755	25.854	332.641	31.057
		SE	38.015	9.553	0.660	34.775	2.585	33.264	3.105



			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA	Welch
		<b>p</b>	< .001	< .001	1	< .001	> .05	< .001	< .001
		<b>r</b>	0.99	1	0.35	0.89	0.46	0.89	0.99

Tabla 26. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
<b>VA</b>	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)</b>	Mean	2247.17	20.86	35.31	2088.03	88.69	2054.61	122.11
		SD	142.486	5.104	7.359	135.834	14.824	131.368	14.477
		SE	14.248	0.510	0.735	13.583	1.482	13.136	1.447
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)</b>	Mean	4542.07	1523.67	58.88	2821.19	113.35	2770.85	163.69
		SD	183.244	58.325	8.126	165.016	17.931	161.245	16.051
		SE	18.324	5.832	0.812	16.501	1.793	16.124	1.605
			ANOVA	Welch	ANOVA	Welch	Welch	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	> .05	< .001	< .001	< .001	> .05
		<b>r</b>	0.99	1	0.24	1	0.99	0.92	0.80

Tabla 27. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
--	--	--	-------	--------	----------	----------	-------	----------	----------

VB	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)	Mean	11543.68	84.49	46.86	11190.04	210.63	10859.03	541.64
		SD	374.184	12.256	6.497	363.571	26.385	357.441	25.776
		SE	37.418	1.225	0.649	36.357	2.638	35.744	2.577
	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)	Mean	16837.89	3954.78	55.69	12581.73	231.08	12196.49	616.32
		SD	436.801	85.087	7.836	417.604	22.980	403.423	30.390
		SE	43.680	8.508	0.783	41.760	2.298	40.342	3.039
			ANOVA	Welch	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	> .05	< .001	> .05
		<b>r</b>	0.98	1	0.99	0.87	0.38	0.86	0.79

Tabla 28. Caso 4 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vigilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
VA	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja (A3P3B9U1)	Mean	57813	691.5	756.82	55558.93	347.06	55558.93	347.06
		SD	475.330	34.772	23.677	449.899	18.108	449.899	18.108
		SE	47.533	3.477	2.367	44.989	1.810	44.989	1.810
	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta (A3P3B1U1)	Mean	73868.79	8140.96	923.9	63847.73	398.61	63847.73	398.61
		SD	483.723	159.285	31.659	409.600	21.483	409.600	21.483
		SE	48.372	15.928	3.165	40.960	2.148	40.960	2.148

			ANOVA	Welch	Welch	ANOVA	Welch	ANOVA	Welch
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	0.99	1	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99

Tabla 29. Caso 4 -Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
<b>VB</b>	<b>Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja (A1A3P3B9U1)</b>	Mean	138053.29	1603.99	621.34	135235.53	357.04	135235.53	357.04
		SD	480.445	51.237	26.683	451.329	16.505	451.329	16.505
		SE	48.044	5.123	2.668	45.132	1.650	45.132	1.650
	<b>Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta (A1A3P3B1U1)</b>	Mean	155514.47	11951.135	841.635	142100.73	366.965	142100.73	366.965
		SD	751.722	149.563	183.458	570.049	20.766	570.049	20.766
		SE	75.172	14.956	18.345	57.004	2.076	57.004	2.076
			Welch	Welch	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	1	< .001	1
		<b>r</b>	1	1	0.99	1	0.99	1	0.99

Tabla 30. Caso 4 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
--	--	--	-------	--------	----------	----------	-------	----------	----------

VA	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)	Mean	59768.2	735.15	1148.64	57047.77	360.72	57047.77	360.72
		SD	467.863	35.711	37.471	433.608	19.182	433.608	19.182
		SE	46.786	3.571	3.747	43.360	1.918	43.360	1.918
	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)	Mean	76494.94	8440.36	1405.58	65641.45	420.67	65641.45	420.67
		SD	482.521	146.088	41.110	409.094	20.107	409.094	20.107
		SE	48.252	14.608	4.111	40.909	2.010	40.909	2.010
			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	> .05	< .001	> .05
		<b>r</b>	1	1	0.95	0.99	0.83	0.99	0.83

Tabla 31. Caso 4 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
VB	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)	Mean	138934.53	1603.24	950.01	135790.46	354.52	135790.46	354.52
		SD	469.958	43.824	30.221	447.375	19.794	447.375	19.794
		SE	46.995	4.38	3.022	44.737	1.979	44.737	1.979
	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)	Mean	156035.05	11968.95	1021.01	142424.22	368.6	142424.22	368.6
		SD	471.228	151.137	38.529	416.965	20.204	416.965	20.204
		SE	47.122	15.113	3.852	41.696	2.020	41.696	2.020

			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	> .05	< .001	> .05	< .001	> .05
		<b>r</b>	0.99	1	0.99	1	0.332	1	0.332

Tabla 32. Caso 5 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta
<b>VA</b>	<b>Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja (A1A3P3B9U1)</b>	Mean	127461.08	1137.96	1284.03	89081.41	34717.94	123799.35
		SD	451.257	42.170	36.886	374.904	159.044	419.160
		SE	45.125	4.217	3.688	37.490	15.904	41.916
	<b>Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta (A1A3P3B1U1)</b>	Mean	148081.23	10704.11	1494.73	99000.38	35497.65	134498.03
		SD	568.843	184.329	38.689	398.411	181.068	454.064
		SE	56.884	18.432	3.868	39.841	18.106	45.406
			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	0.99	1	0.94	0.99	0.91	0.99

Tabla 33. Caso 5 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general baja sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta
--	--	--	-------	--------	----------	----------	-------	----------

VB	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques baja (A1A3P3B9U1)	Mean	197217.9	1828.41	717.53	149549.27	44739.75	194289.02
		SD	480.854	50.128	29.110	398.316	190.822	466.203
		SE	48.085	5.012	2.911	39.831	19.082	46.620
	Permeabilidad general baja, permeabilidad bosques alta (A1A3P3B1U1)	Mean	215762.8	13029.36	761.03	156286.26	45282.03	201568.29
		SD	497.346	151.944	27.098	429.104	184.581	443.908
		SE	49.734	15.194	2.709	42.910	18.458	44.390
			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	0.99	1	0.61	0.99	0.82	0.99

Tabla 34. Caso 5 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta
VA	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)	Mean	130298.73	1212.54	1933.89	90920.77	34958.58	125879.35
		SD	412.962	46.481	47.679	340.379	187.067	390.908
		SE	41.296	4.648	4.767	34.037	18.706	39.009
	Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)	Mean	151843.36	11070.78	2270.33	101285.09	35803.48	137088.57
		SD	557.923	149.997	46.263	392.220	175.498	464.063
		SE	55.792	14.999	4.626	39.222	17.549	46.406

			Welch	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	0.99	0.96	0.99	0.91	0.99

Tabla 35. Caso 5 - Comparación del efecto de la permeabilidad del bosque en una matriz de permeabilidad alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta
<b>VB</b>	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques baja (A1A3P6B9U1)</b>	Mean	198408.7	1826.81	1103.55	150239.45	44852.47	195091.92
		SD	516.807	53.352	34.254	487.041	198.498	498.493
		SE	51.680	5.335	3.425	48.704	19.849	49.849
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad bosques alta (A1A3P6B1U1)</b>	Mean	216995.73	13048.04	1170.11	157030.97	45339.91	202370.88
		SD	474.613	156.745	32.515	445.246	163.615	453.043
		SE	47.461	15.674	3.251	44.524	16.361	45.304
			ANOVA	Welch	ANOVA	ANOVA	ANOVA	ANOVA
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	0.99	1	0.70	0.99	0.80	0.99

### 2.3 Aumento en la permeabilidad de la agricultura tradicional

Tabla 36. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad de la agricultura tradicional en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
VA	Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional media alta A9A3P6B1U1	Mean	580.33	554.52	2.9	19.76	1.03	18.59	2.2
		SD	25.603	25.547	1.811	4.664	1.039	4.673	1.385
		SE	2.560	2.554	0.181	0.466	0.103	0.467	0.138
	Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional alta A1A3P6B1U1	Mean	4542.07	1523.67	58.88	2821.19	113.35	2770.85	163.69
		SD	183.244	58.325	8.126	165.016	17.931	161.245	16.051
		SE	18.324	5.832	0.812	16.501	1.793	16.124	1.605
			Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99

Tabla 37. Caso 3 - Comparación del efecto de la permeabilidad de la agricultura tradicional en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
VB	Permeabilidad general alta, permeabilidad	Mean	2504.27	2479.45	1.24	21.6	1.21	20.4	2.41
		SD	44.002	43.134	1.102	5.559	1.085	5.490	1.596



	<b>agricultura tradicional media alta A9A3P6B1U1</b>	SE	4.400	4.313	0.110	0.555	0.108	0.549	0.159
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional alta A1A3P6B1U1</b>	Mean	16837.89	3954.78	55.69	12581.73	231.08	12196.49	616.32
		SD	436.801	85.087	7.836	417.604	22.980	403.423	30.390
		SE	43.680	8.508	0.783	41.760	2.298	40.342	3.039
			Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	1	0.99	1	0.99	1	0.99

Tabla 38. Caso 4 - Comparación del efecto de la permeabilidad de la agricultura tradicional en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vigilidad Alta.

			<b>Total</b>	<b>Bosque</b>	<b>Pastizal</b>	<b>Temporal</b>	<b>Riego</b>	<b>CaliAlta</b>	<b>CaliBaja</b>
<b>VA</b>	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional media alta A9A3P6B1U1</b>	Mean	670.91	624.67	3.48	39.39	0.64	39.39	0.64
		SD	26.770	26.277	1.743	7.309	0.847	7.309	0.847
		SE	2.677	2.627	0.174	0.730	0.084	0.730	0.084
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional alta A1A3P6B1U1</b>	Mean	76494.94	8440.36	1405.58	65641.45	420.67	65641.45	420.67
		SD	482.521	146.088	41.110	409.094	20.107	409.094	20.107
		SE	48.252	14.608	4.111	40.909	2.010	40.909	2.010
			Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch

		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	0.99	0.99	1	0.99	1	0.99

Tabla 39. Caso 4 - Comparación del efecto de la permeabilidad de la agricultura tradicional en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta	CaliBaja
<b>VB</b>	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional media alta A9A3P6B1U1</b>	Mean	2604.07	2557.17	0.98	44.54	0.55	44.54	0.55
		SD	48.184	47.243	1.004	8.247	0.796	8.247	0.796
		SE	4.818	4.724	0.100	0.824	0.079	0.824	0.079
	<b>Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional alta A1A3P6B1U1</b>	Mean	156035.05	11968.95	1021.01	142424.22	368.6	142424.22	368.6
		SD	471.228	151.137	38.529	416.965	20.204	416.965	20.204
		SE	47.122	15.113	3.852	41.696	2.020	41.696	2.020
			Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	1	0.99	1	0.99	1	0.99

Tabla 40. Caso 5 - Comparación del efecto de la permeabilidad de la agricultura tradicional en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Alta.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta
		Mean	700.24	646.43	3.48	44.3	3.35	47.65

VA	Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional media alta (A9A3P6B1U1)	SD	28.271	26.475	1.904	7.773	2.016	8.078
		SE	2.827	2.647	0.190	0.777	0.201	0.807
	Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional alta (A1A3P6B1U1)	Mean	151843.36	11070.78	2270.33	101285.09	35803.48	137088.57
		SD	557.923	149.997	46.263	392.220	175.498	464.063
		SE	55.792	14.999	4.626	39.222	17.549	46.406
				Welch	Welch	Welch	Welch	Welch
		<b>p</b>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<b>r</b>	1	0.99	0.99	1	1	1

Tabla 41. Caso 5 - Comparación del efecto de la permeabilidad de la agricultura tradicional en una matriz de permeabilidad general alta sobre la supervivencia de los escarabajos en hábitat = agrícola + bosque + pastizal, para los escarabajos de Vagilidad Baja.

			Total	Bosque	Pastizal	Temporal	Riego	CaliAlta
VB	Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional media alta (A9A3P6B1U1)	Mean	2627.4	2576.64	1	44.07	4.71	48.78
		SD	47.788	47.239	1.015	8.291	2.1	7.916
		SE	4.778	4.723	0.101	0.829	0.21	0.791
	Permeabilidad general alta, permeabilidad agricultura tradicional alta (A1A3P6B1U1)	Mean	216995.73	13048.04	1170.11	157030.97	45339.91	202370.88
		SD	474.613460054228	156.745	32.515	445.246	163.615	453.043
		SE	47.461	15.674	3.251	44.524	16.361	45.304

			Welch	Welch	Welch	Welch	Welch	Welch
		<i>p</i>	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
		<i>r</i>	1	1	0.99	1	1	1

### 3. Diferencias entre los escarabajos de vagilidad alta y vagilidad baja

Tabla 42. Comparación de la supervivencia total entre los escarabajos de vagilidad alta y baja para los casos 1,2,3,4 y 5 en los dos tipos de hábitat.

				Mean	SD	SE		<i>p</i>	<i>r</i>
Caso 1	Hábitat agrícola + bosques + pastizal	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	456.9	20.399	2.039	Welch	< .001	0.99
			Vagilidad baja	2393.47	46.234	4.623			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	459.99	22.118	2.218	Welch	< .001	0.99
			Vagilidad baja	2401.02	39.018	3.901			
Caso 2	Hábitat agrícola	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	1697.02	124.666	12.466	Welch	< .001	1
			Vagilidad baja	10640.82	365.214	36.521			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	1748.81	113.036	11.303	Welch	< .001	1
			Vagilidad baja	10722.64	398.070	39.807			
	Hábitat agrícola + bosques + pastizal	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	3957.19	196.573	19.657	Welch	< .001	1
			Vagilidad baja	16591.96	396.558	39.655			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	4133.89	166.757	16.675	Welch	< .001	0.99

			Vagilidad baja	16707.87	353.356	35.335			
Caso 3	Hábitat agrícola	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	2045.81	139.211	13.921	Welch	< .001	1
			Vagilidad baja	11064.58	303.663	30.366			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	2185.1	159.900	15.990	Welch	< .001	1
			Vagilidad baja	11231.34	320.805	32.080			
	Hábitat agrícola + bosques + pastizal	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	4386.96	178.001	17.800	Welch	< .001	1
			Vagilidad baja	16774.68	380.157	38.015			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	4542.07	183.244	18.324	Welch	< .001	1
			Vagilidad baja	16837.89	436.801	43.680			
Caso 4	Hábitat agrícola	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	55095.25	399.039	39.903	ANOVA	< .001	0.99
			Vagilidad baja	134074.5 2	495.323	49.532			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	57396.07	386.644	38.664	ANOVA	< .001	0.99
			Vagilidad baja	135704.5 3	411.545	41.154			
	Hábitat agrícola + bosques + pastizal	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	55095.25	399.039	39.903	Welch	< .001	0.99
			Vagilidad baja	134074.5 2	495.323	49.532			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	57396.07	386.644	38.664	ANOVA	< .001	0.99
			Vagilidad baja	135704.5	411.545	41.154			

				3					
Caso 5	Hábitat agrícola	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	123121.5 2	490.826	49.082	ANOVA	< .001	0.99
			Vagilidad baja	192998.9 2	418.805	41.880			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	126328.2 3	429.332	42.933	ANOVA	< .001	0.99
			Vagilidad baja	194744.6 9	462.369	46.236			
	Hábitat agrícola + bosques + pastizal	Permeabilidad general baja	Vagilidad alta	148081.2 3	568.843	568.843	ANOVA	< .001	0.99
			Vagilidad baja	215762.8	497.346	49.734			
		Permeabilidad general alta	Vagilidad alta	151843.3 6	557.923	55.792	ANOVA	< .001	0.99
			Vagilidad baja	216995.7 3	474.613	47.461			

### Anexo 3 - Capturas de Pantalla de resultados

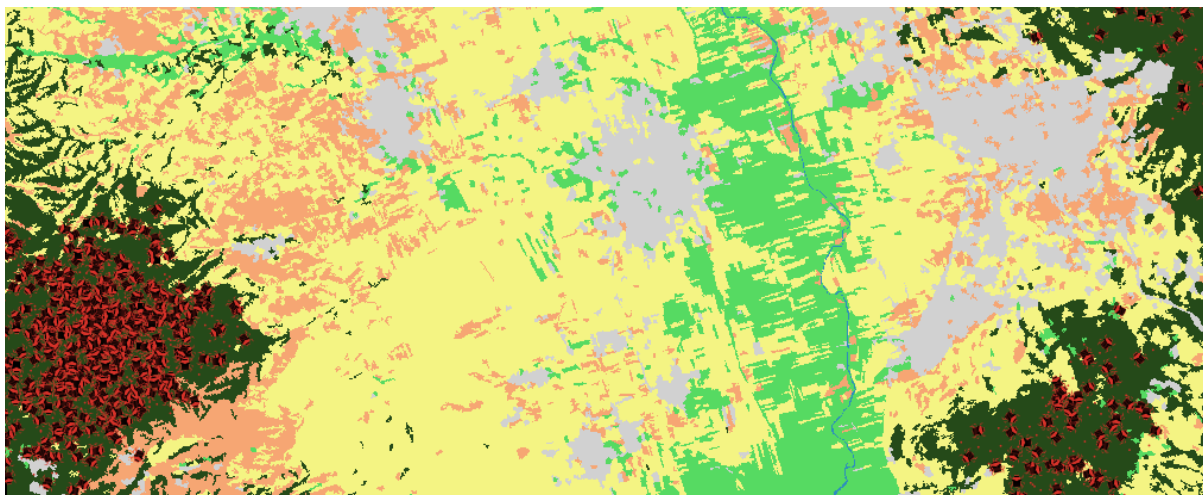


Imagen 3. Captura de pantalla del Caso 1, escenario 4 para escarabajos de vagilidad alta y hábitat = agrícola + bosque + pastizal. Los pequeños puntos que se observan sobre los parches de bosque (parches verde oscuro), son la representación de los escarabajos sobrevivientes.

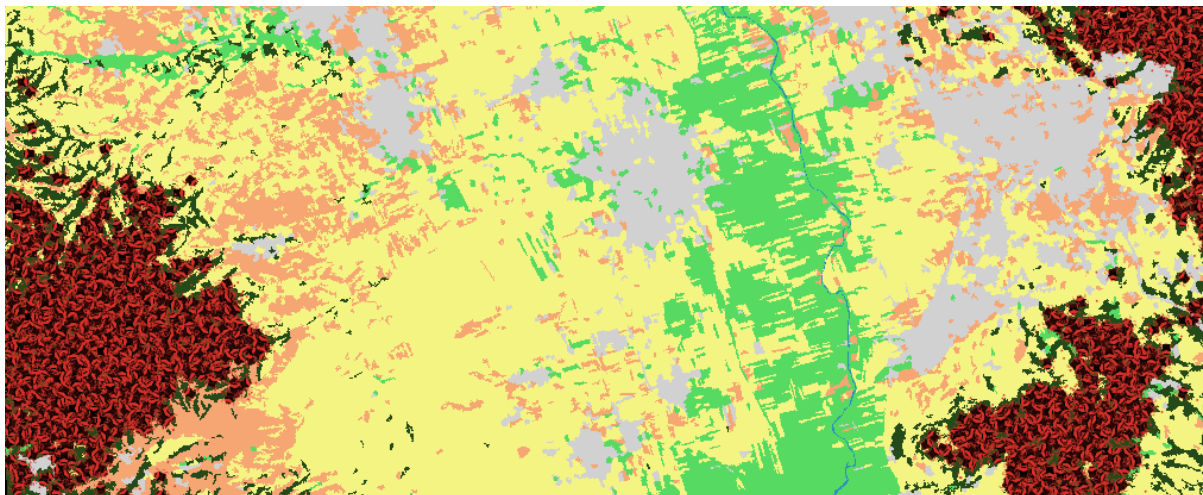


Imagen 4. Caso 1, escenario 4 para escarabajos de vagilidad baja y hábitat = agrícola + bosque + pastizal (mismo escenario, distinta corrida)..

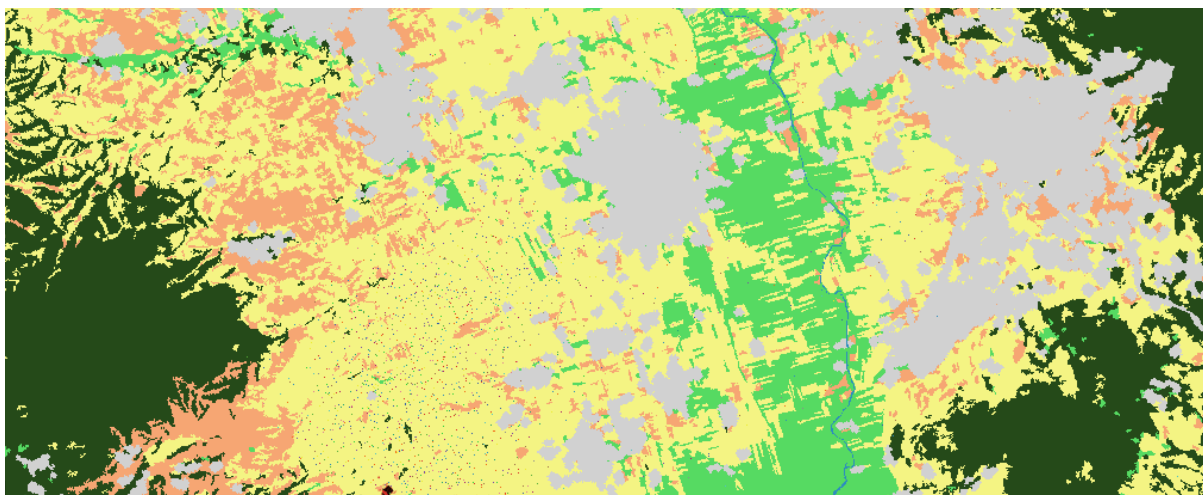
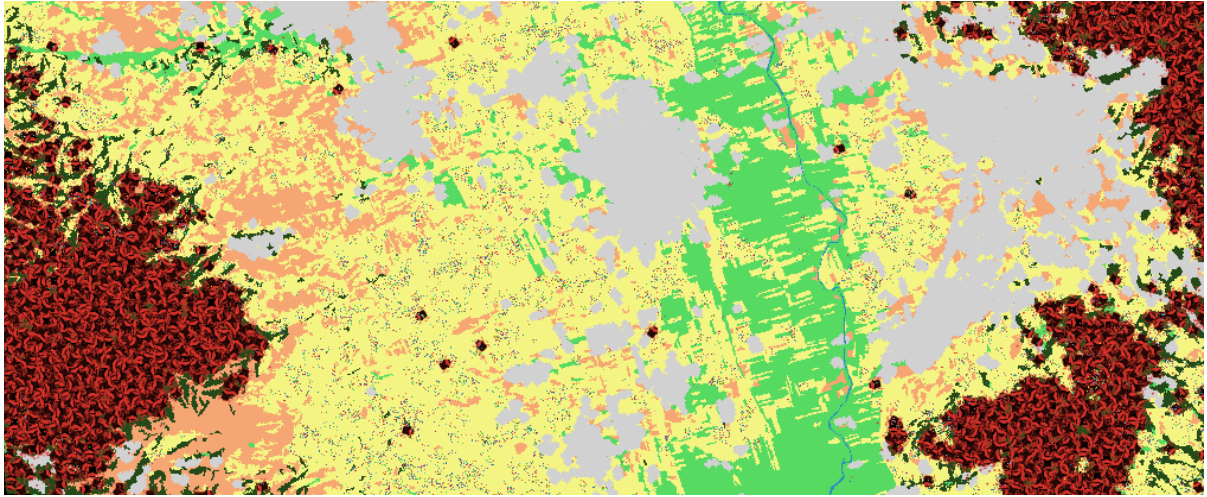


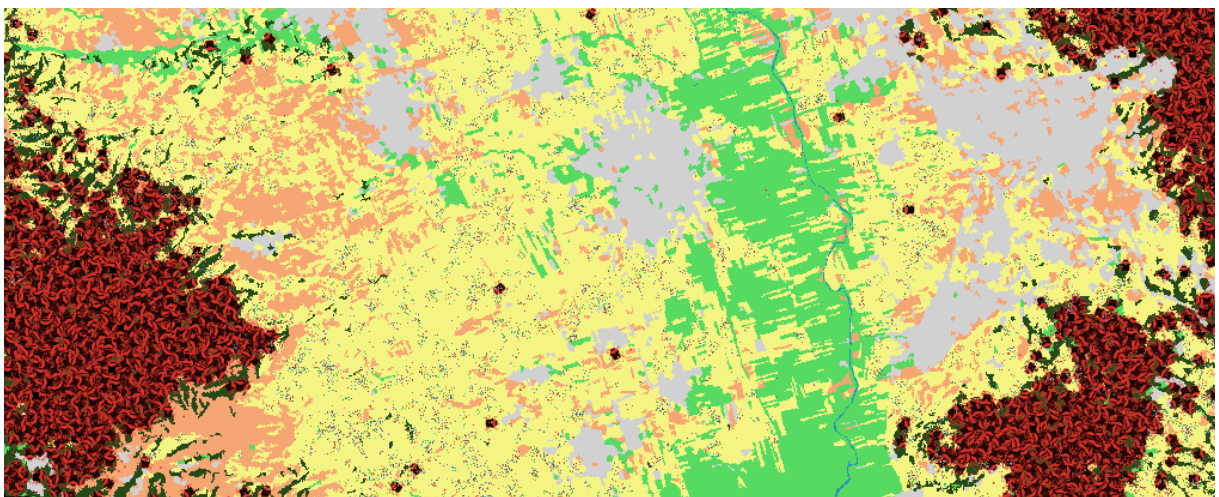
Imagen 5. Caso 2, escenario 6 para escarabajos de vagilidad alta y hábitat = agrícola. Los pequeños puntos que se observan sobre los parches de agricultura de temporal (parches amarillos) sobre todo en el cuadrante Sureste, son la representación de los escarabajos sobrevivientes.



*Imagen 6. Caso 2, escenario 8 para escarabajos de vagilidad baja y hábitat = agrícola + bosque + pastizal.*

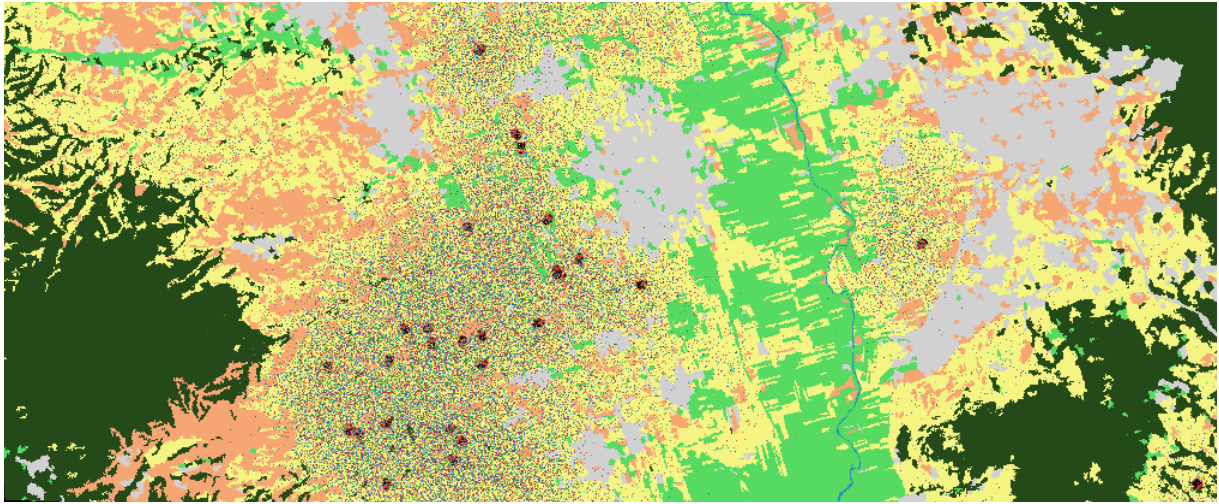


*Imagen 7. Caso 3, escenario 6, para escarabajos de vagilidad baja y hábitat = agrícola.*

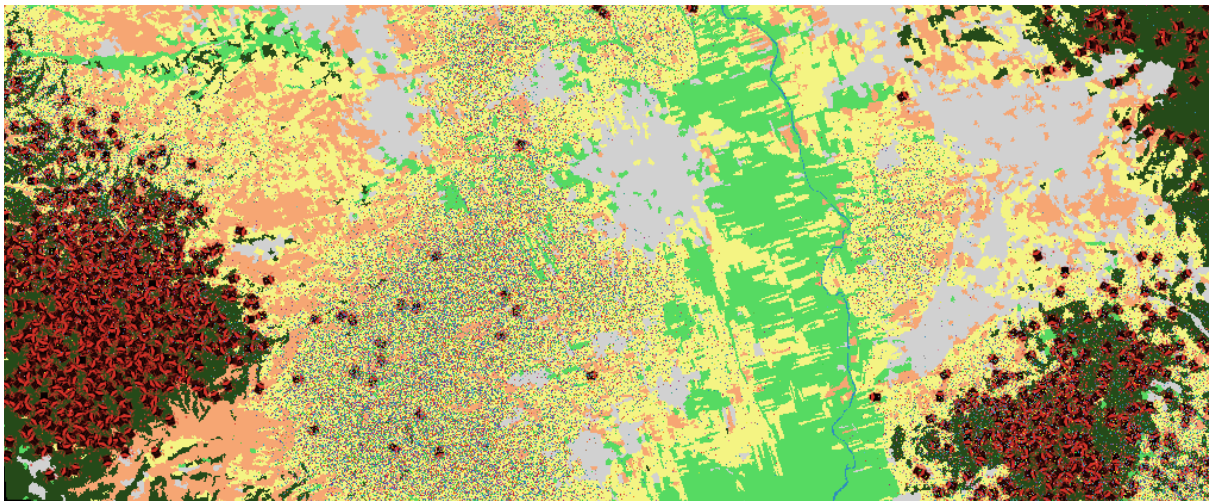


*Imagen 8. Caso 3, escenario 8, para escarabajos de vagilidad baja y hábitat = agrícola + bosque + pastizal.*

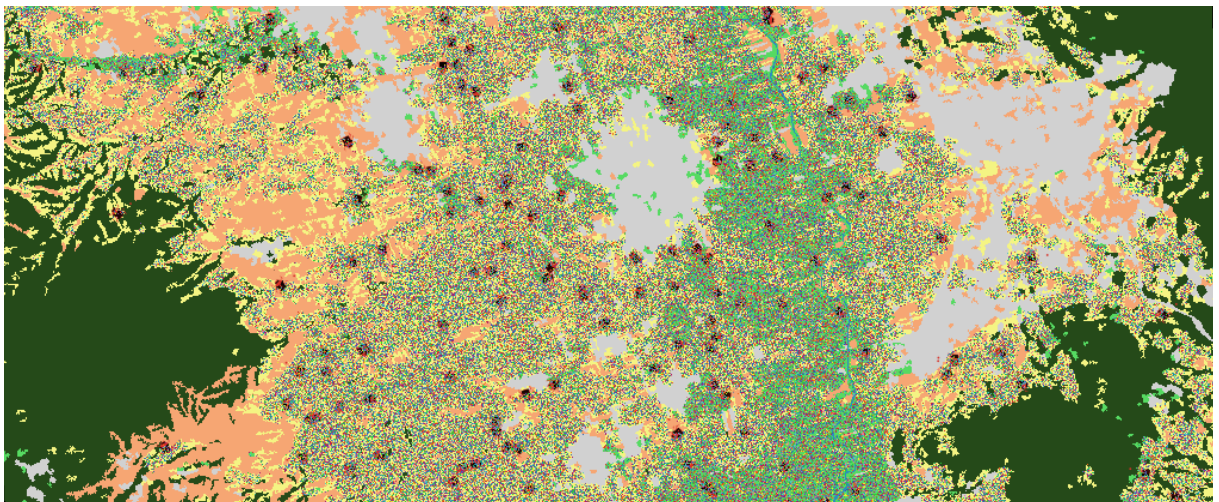




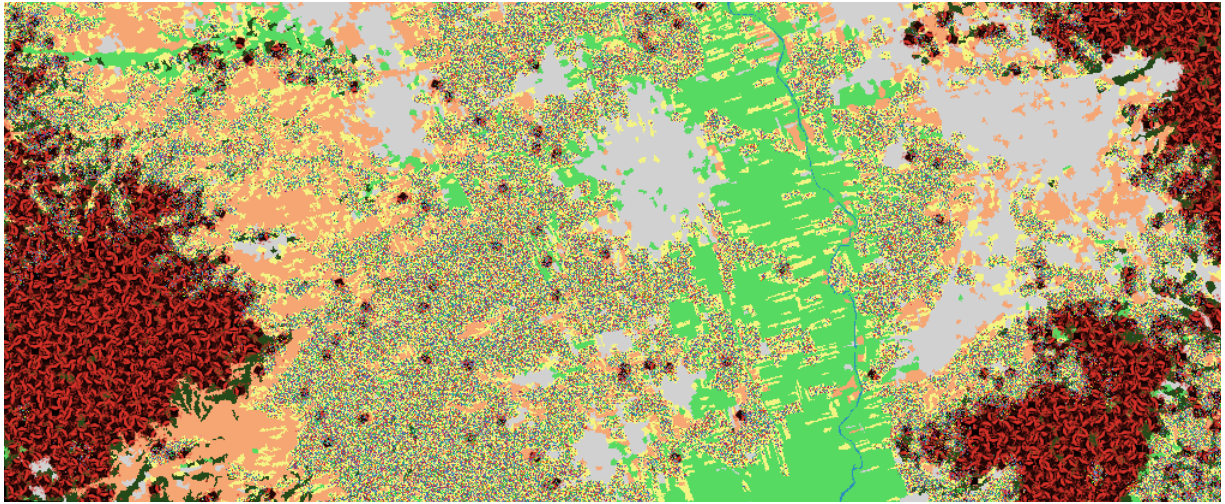
*Imagen 9. Caso 4, escenario 10 para escarabajos de vagilidad alta y hábitat = agrícola.*



*Imagen 10. Caso 4, escenario 9 para escarabajos de vagilidad alta y hábitat = agrícola + bosque + pastizal.*



*Imagen 11. Caso 5, escenario 10, para escarabajos con vagilidad baja y hábitat = agrícola.*



*Imagen 12. Caso 5, escenario 9 para escarabajos de vagilidad baja y hábitat = agrícola + bosque + pastizal.*