Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Algunas cuestiones sobre el espacio en ecología. Modelos, datos y aplicaciones

Saravia, Leonardo Ariel

2009

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Saravia, Leonardo Ariel. (2009). Algunas cuestiones sobre el espacio en ecología. Modelos, datos y aplicaciones. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Saravia, Leonardo Ariel. "Algunas cuestiones sobre el espacio en ecología. Modelos, datos y aplicaciones". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2009.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

ALGUNAS CUESTIONES SOBRE EL ESPACIO EN ECOLOGÍA

Modelos, datos y aplicaciones

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Leonardo Ariel Saravia

Director de tesis: Fernando Momo

Consejero de Estudios: Ricardo Gurtler

Buenos Aires, 2009

ALGUNAS CUESTIONES SOBRE EL ESPACIO EN ECOLOGÍA

Modelos, datos y aplicaciones

El espacio es un factor que ha sido históricamente dejado de lado pero en los últimos tiempos ha desmostrado ser fundamental para la ecología, tanto teórica como de campo. La utilización de modelos para el estudio de las interacciones espaciales es una herramienta impresindible que puede aportar soluciones tanto en casos en que la experimentacion no es posible como para realizar aportes teóricos. Los modelos espaciales plantean nuevos problemas, tanto de índole práctica como teórica. En la parte práctica, la simulación de este tipo de modelos posibilita la utilización de diferentes técnicas cuyas consecuencias no han sido exploradas. La comparación de los datos obtenidos con estos modelos y datos de campo requiere el uso de técnicas que no han sido completamente estudiadas. Usualmente en modelos de sistemas ecológicos se estudia su comportamiento en el equilibrio y se extraen hipótesis sobre el funcionamiento del sistema. En el caso de los modelos espaciales parece ser muy importante su comportamiento transitorio, es decir lo que pasa antes de llegar al equilibrio. Debido a la enorme cantidad de componentes de los ecosistemas la teoria de sistemas complejos y los fractales pueden ser utilizados para la interpretación de los mismos. En esta tesis se plantea el estudio de estos nuevos desafíos teóricos y prácticos y su aplicación a distintos ecosistemas.

Palabras claves

Modelos espacialmente explícitos, dinámica transitoria, datos espaciales, simulación, comparación de datos y modelos, sistemas complejos, multifractales.

SOME SPATIAL QUESTIONS IN ECOLOGY

Models, data and aplications

Space is a factor that has historically been neglected but has recently become fundamental for ecology, both theoretical and field. The use of models for the study of spatial interactions is an essential tool that can provide solutions in cases where experimentation is not possible and to make theoretical contributions. Spatial models pose new problems, both practical and theoretical. In the practical side, the simulation of such models allows the use of different techniques whose consequences have not been completely explored. The comparison of these models with field data requires the use of techniques that have not been fully studied. Is usual to study the equilibrium behavior of models to draw hypotheses about the functioning of the system. In the case of the spatial models seems to be very important to the transient behavior, ie without reaching equilibrium. Because of diversity of structures and interactions that we see in ecosystems complex systems theory and fractals can be used for the interpretation of them.This thesis presents the study of these new theoretical and practical challenges and their application to different ecosystems.

Keywords

Spatially explicit models, transient dynamics, spatial data, simulation, comparing data and models, complex systems, multifractals.

Agradecimientos

A todos los que me soportaron mientras realizaba la tesis, especialmente mis hijos: Alexia, Axel, Octavio y Adriel.

A la gente de la Universidad de Lujan: Adonis Giorgi y Carlos Coviella.

A Angel Capurro, Aris Maranta de Parque Nacionales y Fernando Ruiz Selmo.

A Lucila que me llevó al campo aunque a veces yo no quería.

A la UBA por albergame debajo de sus amplias alas durante tanto tiempo.

A Patricia que varias veces evitó que tirara todos los papeles sobre ciencia a la basura.

A Fernando Momo, por razones más que obvias (también me tuvo que soportar).

Dedicatoria

A mis padres, que siempre me han apoyado en mis desvarios.

Indice General

Introducción....10
Bibliografía....16

CAPÍTULO 1 20

La simulación de modelos espaciales....20
Introducción....20
Métodos....21
Descripción del modelo....21
Simulaciones....24
Resultados: comparación entre las implementaciones del modelo....26
Extinción....26
Descripción del comportamiento persistente 29
Índices espaciales....32
Discusión....33
Bibliografía....37

CAPÍTULO 2 41

Determinación de procesos ecológicos a partir del análisis de patrones espaciales....41
Introducción....41
Métodos....44
Simulaciones de procesos y generación del patrón espacial....44
Análisis del patrón espacial....45
Estrategia de simulación....46
Resultados....49
Discusión....57
Bibliografía....60

CAPITULO 3....65

La importancia de la dinámica transitoria....65
Introducción....65
Descripción del modelo....66
Resultados....70
Discusión....76
Bibliografía....78

CAPITULO 4....82

El crecimiento multifractal del perifiton....82
Introducción....82
Los objetos fractales....83
Métodos....84
Colonización de perifiton....84
Análisis multifractal....86
Espectro de singularidades....89
Estimación....92
Resultados....93
Discusión....98

Bibliografía....104
CAPITULO 5....110
Invasión de leñosas en el parque nacional El Palmar....110
Introducción....110
Materiales y Métodos....113
Modelos....113
Análisis de sensibilidad del modelo completamente estocástico....116
Modelo con estocacidad log-normal....118
Confrontación con los datos....119
Resultados....124
Análisis de sensibilidad....124
Confrontación con los datos....125
Confrontación con los datos: modelo con efecto Allee....132
Confrontación: modelo con efecto Allee y dispersión potencial inversa....133
Confrontación: modelo con efecto Allee y dispersión de larga distancia uniforme....135
Confrontación: comparación entre modelos....136
Discusión....139
Conclusiones....148
APÉNDICES....154
Apéndice 1....154
Metodología....154
Apéndice 2....155
Metodología....155
ADDENDA....157
Capítulo 3 157

Introducción

Vivimos en un mundo donde cada organismo es una unidad discreta que existe e interactúa principalmente con su entorno más cercano. Los seres vivos habitan un espacio físico concreto que influye en su existencia y es modificado por la acción de los organismos. Este hecho fue menospreciado por la mayoría de los ecólogos durante mucho tiempo, seguramente debido a que la inclusión del espacio complicaba mucho la investigación teórica y de campo (Tilman & Kareiva 1997). A pesar de ello algunas lineas de investigación exploraron tempranamente sobre el tema y fueron incrementando el interés hacia él.

Los estudios de Gause (1934) sobre dinámica de predador-presa fueron pioneros en señalar la necesidad de una separación espacial para permitir la coexistencia. Huffaker (1958) dio un paso más adelante al mostrar experimentalmente que la complejidad espacial era esencial para la estabilización y persistencia del sistema depredador-presa que estudiaba; esta investigación despertó un gran interés en la cuestión del espacio y su influencia sobre las interacciones entre poblaciones. Watt (1947) habla de la imposibilidad de describir las relaciones espaciales de las plantas como individuos dentro de una comunidad, debido a la complejidad que supone describir tantas interacciones; sin embargo, luego describe las comunidades como un mosaico espacial de parches en distintos estados de desarrollo, es decir que cambia la escala de observación para entender mejor el sistema. Las cuestiones de escala están naturalmente relacionadas con el estudio de la ecología espacial (Wiens 1989).

MacArthur y Wilson (1967) con su teoría de la biogeografía de islas añadieron otro punto de interés hacia las relaciones espaciales, sobretodo en el campo de la biología de la conservación, ya que el concepto de insularidad que proponían aplicar a diferentes ecosistemas, no sólo a las islas, es eminentemente espacial.

En el área de las invasiones biológicas Elton (1958) describió la diseminación de organismos exóticos, muchos de ellos en la forma que él llamó “explosiones ecológicas”. La tasa de avance y el patrón espacial de estas invasiones también movilizó el interés hacia el tema espacial y la dispersión que fue desarrollado inicialmente por Skellam (1951). En la paradoja de la diversidad, Hutchinson (1961) notó que en sistemas acuáticos cientos de especies competían por unos pocos recursos limitantes, la teoría existente predecía que la cantidad de especies no podía superar el número de recursos. La misma paradoja se aplicaba a sistemas terrestres como los bosques tropicales, el espacio parecía ofrecer una solución. Aunque esta solución ya estaba presente en el trabajo de Skellam (1951) no se le prestó gran atención; más tarde, la paradoja pareció solucionarse con los modelos de Levin y Paine (1974); y Horn y MacArthur (1972), en esos modelos el concepto de insularidad de la teoría de biogeografía de islas está presente a través de la consideración de la dinámica de parches. Tilman (1994) cierra un período considerando una versión multi-específica del modelo de metapoblaciones de Levins (1969) y demostrando que la subdivisión espacial puede explicar la coexistencia estable de un número ilimitado de especies competidoras en un ambiente homogéneo.

Los ecólogos matemáticos encontraron que los modelos con estructura espacial a menudo mostraban patrones espaciales y temporales inesperados (Hassell et al. 1991). De hecho en el caso más simple de una población que crece de una manera denso-dependiente, ocupa una región homogénea en parches. Tales patrones fueron investigados por Turing (1952) en el contexto de la embriogénesis. Él sugirió un modelo de N sitios formando un anillo, la dinámica de cada sitio estaba gobernada por una ecuación diferencial con una tasa de crecimiento lineal y los sitios adyacentes se conectaban por difusión.

Estos modelos involucran simplificaciones que se introdujeron para poder obtener soluciones analíticas al conjunto de ecuaciones diferenciales acopladas, aunque en las conclusiones del trabajo de Turing se sugiere la ventaja de utilizar computadoras digitales para tratar casos más cercanos con

la realidad. La única desventaja que parece haber con este abordaje es que se obtienen resultados para un caso en particular, pero a Turing esto le parece de poca importancia dado que las simulaciones pueden iluminar el camino prácticamente de la misma forma que el tratamiento analítico.

La aproximación de utilizar un sistema discreto y con leyes simples fue tomada por Wolfram (1984) y llevada al extremo de sugerir una “nueva clase de ciencia” (2002). La cual consiste en simular las consecuencias de las interacciones entre entidades discretas. Estos modelos son llamados autómatas celulares. Fueron propuestos para su utilización en ecología por Hogeweg (1988) y aplicados tempranamente por Green (1989) e Inghe (1989). Aunque quizás originados de manera independiente los modelos basados en el individuo son básicamente un autómata celular con reglas complejas (Huston et al. 1988). Ambas plataformas se basan principalmente en la simulación para obtener resultados. Es decir que éstos son generados por programas de computadora que a veces no tienen una formulación matemática equivalente. Quizás cada proceso involucrado tiene una formulación matemática pero el orden en que se ejecutan los procesos y su interacción es importante en el resultado final. Ese es el tema abordado en el primer capítulo de la tesis.

Esto implica que se debe proporcionar una cuidadosa descripción para que el estudio sea reproducible por otros, siendo ese uno de los criterios que define la ciencia como tal (Cassey & Blackburn 2006). La descripción más completa y precisa de este tipo de modelos es el código de computadora utilizado para realizar las simulaciones (Berec 2002), por ello todo el código fuente utilizado en esta tesis está publicado en el CD que la acompaña bajo una licencia de uso público GNU 3.0.

A los patrones que generaba el modelo de Turing se los llamó posteriormente, auto-organizados, para enfatizar el hecho de que emergen a partir de las interacciones de los componentes del sistema y no son debidos a causas externas (Rietkerk et al. 2004). Estos patrones se pueden producir por la interacción de consumidores, recursos y la diferencia en sus velocidades de dispersión; el

mecanismo incluye la generación de una retro-alimentación positiva (activación) a distancias cortas y una retro-alimentación negativa (inhibición) a distancias mayores (Rietkerk & van de Koppel 2008) . En los modelos que generan este comportamiento suelen observarse dos estados alternativos estables, lo cual se denominó biestabilidad (Kéfi et al. 2007). Los sistemas que tienen biestabilidad pueden presentar cambios bruscos de estado. Estos cambios se han relacionado con la perdida del patrón espacial. De esta forma se podría predecir cuando un sistema está al borde de la degradación observando si hay pérdida de los patrones espaciales (Rietkerk et al. 2004). Esta es una de las demostraciones más espectaculares de la conexión entre proceso y patrón, en el capitulo 2 se estudian las limitaciones de investigar esta conexión sin un modelo conceptual previamente definido.

Otra de las características de los modelos que tienen en cuenta el espacio es la presencia de largos estados transitorios (“trasientes”); esto significa que el sistema tarda mucho tiempo en lograr el equilibrio. El comportamiento transitorio puede tener diferentes consecuencias; una de ellas es la llamada “deuda de extinción” (Tilman et al. 1994), que se presenta cuando se le agrega destrucción del hábitat al modelo de Tilman (1994) previamente citado; consiste en que la extinción de las especies aparece luego de un considerable retraso (Hastings 2004). Otra consecuencia es que estos sistemas quizás nunca lleguen al equilibrio debido a que las fluctuaciones ambientales lo perturben (DeAngelis & Waterhouse 1987); esto marca que la interacción entre la escala temporal interna del sistema y la externa pueden ser muy importantes. Finalmente otra posible consecuencia es que se produzcan cambios inexplicables en la dinámica sin la intervención de perturbaciones externas luego de miles de generaciones (Hastings & Higgins 1994), aunque los trasientes pueden tener mucha importancia ecológica y abarcar períodos más pequeños, la aparición y relevancia de estos dos tipos de trasientes en un modelo con estructura espacial es el tema tratado en el capítulo 3.

Una de las situaciones en las que aparece la dinámica transiente es en la colonización de nuevos hábitats y el ensamblado de comunidades competitivas, las diferencias en la secuencia de llegada de

las distintas especies pueden marcar diferencias en la diversidad. Aunque eventualmente estas comunidades pueden converger, en estudios de microcosmos lo hacen luego de 20 a 40 generaciones (Fukami 2004). También se observan trasientes y diferencias en la dinámica con distintas secuencias de invasión en comunidades multiespecíficas con más de un nivel trófico (Sait et al. 2000). Una de las comunidades que potencialmente pueden ser utilizadas para experimentación en este tipo de problemas es el perifiton, una comunidad de estructura compleja compuesta por algas, bacterias, hongos, animales, y detritos (Wetzel 1983), que puede llegar a niveles de diversidad y complejidad similares a los observados en las selvas tropicales (Lowe 1996). Para estas últimas se ha propuesto que se encuentran en un estado de criticalidad auto-organizada (Manrubia & Solé 1996; Solé & Manrubia 1995). Este estado surge cuando un sistema formado por muchas unidades que interactúan se sitúa espontáneamente en un punto crítico (Bak et al. 1988; Jensen 1998), lo cual implica la producción de estructuras fractales y multifractales, estas se observaron en la distribución de claros del bosque tropical. Pero la teoría de criticalidad auto-organizada requiere ademas que se produzcan grandes fluctuaciones espaciales y temporales que no siempre se producen en los sistemas ecológicos, por ello se han elaborado otras teorías para el comportamiento que producen el mismo tipo de distribución espacial multifractal y que no incluyen las fluctuaciones temporales, a esta se les llamo criticalidad robusta (Pascual & Guichard 2005). El capitulo 4 demuestra que la distribución espacial de la biomasa en una sucesión de perifiton es multifractal y se discuten las posibles implicancias de este hecho.

Desde el punto de vista metodológico, una de las ventajas de que el sistema se encuentre cercano al punto crítico es que los detalles del modelo no importan para describir la dinámica, aunque esto se ha observado en sistemas complejos que no necesariamente están cerca de un punto crítico (o al menos parece que no lo están), lo cual se ve reflejado en el relativo éxito que han tenido los modelos de autómatas celulares, tales como el utilizado en el capitulo 1 y 2, en describir sistemas ecológicos (Molofsky & Bever 2004). La clave de ello reside en la existencia de dos niveles

principales de descripción: el macroscópico y el microscópico, el mismo sistema se ve diferente a estas dos escalas. A la escala más fina las interacciones entre las unidades pueden ser muy detalladas y complejas, pero a nivel macro la dinámica del sistema depende de las características genéricas de las interacciones microscópicas (Solé & Bascompte 2006). La complejidad al nivel de la escala macroscópica aparece desconectada de la presente en la escala microscópica. Ahora bien, cuáles son los detalles que hay que descartar y cuales no. Esta disyuntiva aparece siempre cuando se trata de formular una teoría o un modelo de un sistema natural y a veces puede ser difícil determinar las características importantes. Para ello la única guía es el sistema natural mismo y cuando los datos escasean es necesario utilizar una estrategia para revelar la información escondida en ellos (Wiegand et al. 2003). Esta estrategia implica encontrar diferentes características del sistema natural (a las que llamamos patrones), en lo posible a distintas escalas, y compararlas con el patrón generado por el modelo (Grimm et al. 2005). En el capitulo 5 se contrastan distintas alternativas para un modelo con estructura espacial de invasiones biológicas utilizando las estrategias mencionadas anteriormente.

Las invasiones biológicas también son un ejemplo de sistema transiente, la parte interesante de la invasión es cuando está sucediendo y no cuando las especies llegan a un equilibrio, en ese punto es muy difícil sino imposible cambiar el estado del sistema invadido (Kolar & Lodge 2001). Una de las causas principales de las invasiones biológicas es la actividad económica humana a escala global (Vitousek et al. 1996), que redistribuye las especies fuera de sus rangos originales a una tasa muy alta, lo cual puede producir grandes cambios en los ecosistemas. El considerable aumento de la población humana y la consecuente alteración del hábitat que eso produce es uno de los problemas ambientales más importantes; quizás el más importante, de nuestra sociedad actual, porque está en juego la supervivencia de la especie. No podemos evitar vivir en el espacio y parece que cada vez estamos mas apretados, ¿Aprenderemos a convivir con nuestro planeta? Mi esperanza es que esta tesis sea una contribución, quizás indirecta y pequeña, pero decidida, a la resolución de este gran

dilema.

Bibliografía

Bak, P., Tang, C. & Wiesenfeld, K., 1988. Self-organized criticality. *Physical review A*, 38(1), 364-374.

Berec, L., 2002. Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling*, 150, 55–81.

Cassey, P. & Blackburn, T.M., 2006. Reproducibility and Repeatability in Ecology. *BioScience*, 56(12), 958-959.

DeAngelis, E.L. & Waterhouse, J.C., 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs*, 57(1), 1-21.

Elton, C.S., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, London, UK.: Methuen.

Fukami, T., 2004. Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology*, 85(12), 3234-3242.

Gause, G.F., 1934. *The struggle for existence*, Baltimore: The Williams & Wilkins company. Available at: http://www.ggause.com/Contgau.htm.

Green, D.G., 1989. Simulated effect of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio*, 82, 139-153.

Grimm, V. et al., 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*, 310(5750), 987-991.

Hassell, M.P., Comins, H.N. & May, R.M., 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353, 255-258.

Hastings, A. & Higgins, K., 1994. Persistence of transients in spatially structured ecological models. *Science*, 263, 1133-1136.

Hastings, A., 2004. Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 39-45.

Hogeweg, P., 1988. Cellular automata as a paradigm for ecological modeling. *Applied Mathematics and Computation*, 27, 81-100.

Horn, H.S. & MacArthur, R.H., 1972. Competition among Fugitive Species in a Harlequin Environment. *Ecology*, 53(4), 749-752.

Huffaker, C.B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27, 343-383.

Huston, M., DeAngelis, D. & Post, W., 1988. New Computer Models Unify Ecological Theory. *BioScience*, 38(10), 682-691.

Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95, 137-145.

Inghe, O., 1989. Genet and ramet survivorship under different mortality regimes -- A cellular automata model. *Journal of Theoretical Biology*, 138, 257-270.

Jensen, H.J., 1998. *Self-Organized Criticality: Emergent Complex Behavior in Physical and Biological Systems*, Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Kéfi, S. et al., 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology*, 71(3), 367-379.

Kolar, C.S. & Lodge, D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 199-204.

Levin, S.A. & Paine, R.T., 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Procedures of the National Academy of Sciences*, 71(7), 2744-2747.

Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237-240.

Lowe, R.L., 1996. Periphyton Patterns in Lakes. In R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, & R. L. Lowe, eds. *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. San Diego: Academic Press, pp. 341-373.

Manrubia, S.C. & Solé, R.V., 1996. Self-organized criticality in rainforest dynamics. *Chaos, Solitons & Fractals*, 7(4), 523-541.

Molofsky, J. & Bever, J.D., 2004. A New Kind of Ecology? *BioScience*, 54(5), 440-446.

Pascual, M. & Guichard, F., 2005. Criticality and disturbance in spatial ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(2), 88-95.

Rietkerk, M. et al., 2004. Self-Organized Patchiness and Catastrophic Shifts in Ecosystems. *Science*, 305(5692), 1926-1929.

Rietkerk, M. & van de Koppel, J., 2008. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3), 169-175.

Sait, S.M. et al., 2000. Invasion sequence affects predator-prey dynamics in a multi-species interaction. *Nature*, 405, 448-450.

Skellam, J., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38, 196-218.

Solé, R.V. & Bascompte, J., 2006. *Self-organization in complex ecosystems*, Princeton University Press.

Solé, R.V. & Manrubia, S.C., 1995. Are rainforest self-organized in a critical state. *Journal of Theoretical Biology*, 173, 31-40.

Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1), 2-16.

Tilman, D. et al., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65-66.

Tilman, D. & Kareiva, P., 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Turing, A.M., 1952. The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 237(641), 37-72.

Vitousek, P.M. et al., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5), 468-478.

Watt, A.S., 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1-22.

Wetzel, R.G., 1983. *Limnology*, Philadelphia: W.B. Saunders Company.

Wiegand, T. et al., 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 100(2), 209-222.

Wiens, J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3, 385-397.

Wolfram, S., 2002. *A New Kind of Science*, Wolfram Media, Inc.

Wolfram, S., 1984. Cellular automata as models of complexity. *Nature*, 311, 419-424.

CAPÍTULO 1

La simulación de modelos espaciales

Introducción

En los últimos años, con el desarrollo de modelos espacialmente explícitos en ecología se han abierto una serie de nuevos temas que requieren análisis: entre ellos, el grado de confiabilidad y la cuidadosa especificación de estos modelos (Conroy et al. 1995).

Usualmente se pasan por alto muchas de las suposiciones que contiene este tipo de modelos (Anderson & Neuhauser 2002) y sólo unos pocos estudios señalan la necesidad de una elección muy cuidadosa de la secuencia espacio-temporal de los eventos considerados. Algunas consecuencias de este ordenamiento y de la sincronización de los diferentes procesos locales ha sido analizada por McCauley et al. (1993), quienes encontraron que se producían cambios cualitativos y cuantitativos en la dinámica de su modelo de predador-presa. Huberman y Glance (1993) y Ruxton (1996) obtuvieron resultados similares.

Muchos de los modelos espaciales desarrollados en ecología pueden ser enmarcados dentro de la clase de los autómatas celulares (CA por su sigla en ingles) o los autómatas celulares estocásticos (Hogeweg 1988). Algunos de ellos, al incluir muchos elementos, tienen una gran complejidad (ver por ejemplo: Wiegand (1995), Ellison (1995)) y exceden por mucho la definición original (Wolfram 1984) que sólo permitía reglas muy simples.

Los modelos CA han sido usados principalmente para aumentar el conocimiento sobre los procesos espaciales en poblaciones animales y vegetales (Green 1989; Hassell et al. 1991; Colasanti et al. 2001; Colasanti & Grime 1993; Liu & Ashton 1998; Eppstein et al. 2006; Hunt & Colasanti 2007),

pero también han sido utilizados para responder a problemas más aplicados como el manejo de bosques tropicales (Liu & Ashton 1999; Soares-Filho et al. 2006), la conservación de especies (Pulliam et al. 1992; Dunning et al. 1995), el manejo del agua en áreas de reserva (Walters et al. 1992; Fuller et al. 2008) o la respuesta de la vegetación al cambio global (Zhang et al. 2008).

Todos estos modelos dividen el área de investigación en un número fijo de sitios. Cada uno de los sitios puede tener cierta cantidad de características asociadas, por ejemplo: la presencia de una especie o la abundancia de una especie. El tiempo también está discretizado en este tipo de modelos, aunque existe una familia de modelos relacionados que también se han empezado a usar en ecología: los sistemas de partículas interactivos; éstos consideran al tiempo como una variable continua (Durrett & Levin 1994; Durrett & Levin 2000) y no serán considerados en esta investigación.

En cada paso temporal las características de cada sitio son actualizadas de acuerdo a un conjunto de reglas; estas consideran el estado actual del sitio y también de otros sitios adyacentes dentro del sistema. Estas reglas de actualización pueden ser estocásticas o determinísticas. Las publicaciones generalmente realizan una descripción detallada de las reglas pero no especifican el orden en el cual son aplicadas a cada sitio, o el orden según el cual cada sitio es elegido para realizar la actualización.

En este capitulo usaremos un modelo de autómatas celulares muy simple para investigar si los detalles del ordenamiento espacial y temporal de los eventos tienen un efecto en el comportamiento global del modelo.

Métodos

Descripción del modelo

Se construyó un modelo de autómatas celulares genérico. El espacio fue dividido en una grilla cuadrada de *LxL* sitios. Se utilizaron bordes periódicos, es decir que los sitios en los bordes

opuestos se consideran adyacentes. Cada uno de los sitios está especificado por dos coordinadas (x,y) y debe estar ocupado o vacío. Los sitios pueden ser interpretados como un individuo o una población, en este último caso el tamaño de la población es ignorado. Solamente dos eventos pueden ocurrir: colonización y extinción. Un evento de extinción (E_{ev}) cambia un sitio ocupado a vacío, esto tiene asociada una probabilidad P_e condicionada a que el sitio se encuentre ocupado. Un evento de colonización (C_{ev}) sólo es posible a partir de un sitio ocupado, entonces se toma al azar uno de los ocho adyacentes y si está vacío pasa a estar ocupado con una probabilidad P_c. Si el sitio elegido está ocupado la colonización fracasa.

El tiempo está discretizado en intervalos uniformes y un paso temporal se completa cuando los dos eventos son evaluados para todos los sitios de la grilla, por lo que para cada paso temporal se realizan $2xL^2$ evaluaciones de eventos.

Se consideraron distintas combinaciones del ordenamiento espacial y temporal de los eventos:

Secuencia espacial de los eventos:

Secuencial (S): Los eventos son evaluados en la secuencia de las coordenadas del sitio, por ejemplo (1,1); (1,2); (1,3)… (1,L);(2,1)(2,2)(2,3)… (L,L).

Al azar (R): Las coordenadas espaciales de los sitios son seleccionadas al azar sin reemplazo. Es decir que un vez elegido un sitio no se vuelve a repetir.

Secuencia temporal de los eventos

Fijo (F): Todos los eventos de extinción son evaluados primero y luego todos los de colonización.

Condicional (C): Para cada posición un evento de extinción es evaluado y si el sitio no se convierte en vacío se evalúa el evento de colonización.

Al Azar (R): En cada sitio el orden temporal de los eventos es seleccionado al azar sin

reemplazo.

Para este trabajo implementamos solamente cuatro de las seis combinaciones posibles: *SF*, *SC*, *RF* y *RR*, considerando que las restantes no agregarían más diferencias y harían más complicada la interpretación.

El caso de *RR* es un ordenamiento espacial y temporal al mismo tiempo porque en algún sitio el evento de colonización podría ocurrir antes que el evento de extinción. También podría ser que en algún sitio los dos eventos ocurran y en otro sitio no haya ocurrido ninguno. En todos los casos, si un sitio se convirtió en vacío debido a un evento de extinción que ocurrió antes, pero dentro del mismo paso temporal, un evento de colonización no sería exitoso.

Generalmente los modelos de CA tienen un retraso de tiempo de un paso, aunque esto no es siempre especificado explícitamente en la descripción del modelo. La implementación en la computadora de ese tipo de CA mantiene dos matrices de posiciones, una con el estado actual del sistema y otra con el estado futuro, es decir el estado en que estará el sistema al principio del próximo paso temporal. Se considera que los eventos de extinción actúan de forma instantánea, por lo tanto los cambios debido a éstos son registrados en ambas matrices. En cambio se asume que los eventos de colonización actúan sólo después del retraso, por lo que los cambios debidos a estos son registrados en la matriz que representa el próximo paso pero no en la actual.

Cuando todos los sitios han sido evaluados, la matriz de futuro se copia en la matriz actual y un nuevo ciclo comienza. Decimos que esta implementación tiene un tiempo de tipo 2.

Otra forma de implementar un CA es usando una sola matriz, en este caso todos los cambios estarían inmediatamente registrados, a esto lo llamamos tiempo de tipo 1

Se utilizaron los dos tipos de tiempo para las simulaciones de las cuatro combinaciones seleccionadas.

Simulaciones

Para todas las simulaciones se utilizó un L=100, a menos que se especifique lo contrario. En un autómata celular estocástico, como el utilizado en este capítulo, dado una cantidad de tiempo infinita este se convertirá en una población de sitios vacíos (Durrett & Levin 1994), en cuyo caso se dice que la población se extinguió. El tiempo de extinción para cada realización del modelo, es decir para cada vez que el modelo se ejecuta en una computadora, es variable y depende en forma no-lineal de las probabilidades de extinción y colonización (P_e y P_c).

Consideremos el caso donde mantenemos P_c constante (igual a uno) y variamos P_e. Si P_e es muy alta entonces la tasa de extinción excede la tasa de colonización y el sistema se extingue rápidamente. A medida que disminuye P_e la reducción en el número de sitios ocupados es menor por lo tanto la extinción tarda más tiempo en aparecer. Cuando P_e está debajo de un valor crítico entonces el número medio de sitios ocupados no disminuye con el tiempo sino que fluctúa alrededor de un valor de equilibrio. Teóricamente el sistema aún se extinguirá dada una cantidad infinita de tiempo, esto podría suceder en una simulación solamente cuando las fluctuaciones al azar lleven la cantidad de sitios ocupados a cero; lo cual podría tomar mucho tiempo aún para L pequeños. A medida que disminuye P_e el valor de equilibrio de la población de sitios aumenta por lo que la extinción requiere de una combinación de eventos más raros y el tiempo de extinción se hace más largo.

Se calculó el valor crítico de P_e para cada implementación del modelo, manteniendo P_c = 1. Estas fueron calculadas según el método utilizado en Buttel et. al. (1993) . Este método consiste en variar el parámetro P_e y realizar simulaciones para ir obteniendo valores de la densidad cada vez menores, luego se realiza una regresión lineal utilizando P_e como variable independiente, y finalmente se estime el valor de este cuando la densidad es cero. En este caso se utilizó un rango de P_e desde 0.4 a 0.15 y se simulo al menos 3 veces para cada valor de probabilidad.

También se calcularon las medianas del tiempo de extinción cuando P_e es mayor que el valor crítico, se generó una distribución a partir de 10000 simulaciones diferentes, utilizando un 10% de sitios ocupados al azar como punto inicial. Para poder realizar comparaciones se fijó el valor de P_e = 0.6, el cual es mayor que el valor crítico en todos los casos (Tabla 1).

Si la probabilidad de extinción está por debajo del valor crítico, entonces el sistema no se extingue sino que persiste por mucho tiempo y la cantidad de sitios ocupados fluctúa alrededor de un valor medio (figura 1). Se calcularon distintos índices para caracterizar los sistemas persistentes e investigar si estos son sensibles al ordenamiento espacial y temporal. La medida más obvia es el valor de ocupación medio: es decir el promedio temporal del número de sitios ocupados durante cierto tiempo. Como este sistema tiene un atractor puntual, es decir que los valores fluctúan alrededor de un solo punto, se lo puede llamar densidad de equilibrio (*DE*). Estas densidades fueron calculadas para cada una de las ocho implementaciones del modelo a partir de los últimos 1000 valores para simulaciones ejecutadas durante 2000 pasos de tiempo, utilizando un valor de P_e = 0.4. Esta espera de 1000 generaciones se realizó para descartar las fluctuaciones iniciales; en todos los casos se realizaron 10 simulaciones diferentes para tomar los promedios. Los resultados son insensibles al valor de *L* y a las condiciones iniciales si *L* es suficientemente grande (Durrett & Levin 1994). En simulaciones repetidas del modelo para una implementación dada se encontró que la *DE* nunca se desviaban del valor tabulado por 0.02. Por lo tanto se consideró como una guía que las implementaciones que diferían en menos de 0.04 como “similares”.

Debido a que las interacciones en el modelo ocurren en forma local entre los sitios vecinos, es esperable que aparezcan correlaciones de corto alcance y la aparición de patrones espaciales. Un medida útil para caracterizar estos patrones espaciales es el índice de autocorrelación espacial I de Moran (Henebry 1995). Se conoce que los resultados del índice de autocorrelación espacial I de Moran (*IM*) están correlacionados con la densidad de equilibrio (Oden 1995), con mayores valores de la densidad se obtienen menores valores de IM. Para controlar este efecto la densidad se

mantuvo constante al estimar *IM*, esto implicó ajustar el parámetro P_e para cada implementación. Para investigar la existencia de una interacción entre la densidad y *IM* se realizaron simulaciones a una densidad relativamente alta 0.6 y baja 0.3 y se calculó el *IM* en cada caso.

Además se calcularon índices para caracterizar el patrón espacial: la dimensión fractal (*DF*), el numero de parches (*NP*) y el índice del parche mayor (*IPM*) (McGarigal & Marks 1995).

La geometría fractal mide la forma de llenar el espacio del patrón espacial, una descripción más detallada con aplicaciones a la ecología puede encontrarse en Hastings & Sugihara (1993) y también en Li (2000).

Tabla 1: Probabilidad de extinción crítica (CP_e) y medianas del tiempo de extinción para las ocho implementaciones del modelo consideradas. La CP_e fue calculada utilizando el método de Buttel et al. (1993) . Las medianas de extinción fueron calculadas a partir de una distribución generada por 10000 simulaciones, cada una de estas iniciada con un 10% de sitios ocupados.

Modelo	Probabilidad Crítica	Mediana de Extinción
*RR*1	0.56	210
*RR*2	0.56	197
SF1	0.52	53
RF1	0.52	63
SF2	0.41	28
RF2	0.41	28
*SC*1	0.41	18
*SC*2	0.41	22

Resultados: comparación entre las implementaciones del modelo

Extinción

La probabilidad crítica de extinción (CP_e) está en relación cercana con la mediana del tiempo de extinción (*ME*) (Tabla 1). La implementaciones con secuencia temporal y espacial al azar, las llamamos *RR*, tienen los mayores CP_e y *ME* con valores muy similares entre los tipos de tiempo; sin embargo los valores de *ME* difieren significativamente entre sí (Prueba de Mann-Whitney sobre la

distribución de las medianas, P < 0.01) esto es esperable debido a que las colonizaciones actúan inmediatamente en el tipo 1 o solamente después del retraso temporal en el tipo 2. La colonización inmediata generalmente promueve la persistencia por lo tanto conduce a valores mayores de la mediana y el valor crítico de P_e. Excepto en las implementaciones *SC* donde el valor de *ME* es menor para el tipo 1 que para el tipo 2. También es esperable que el ordenamiento temporal de los eventos R mejore la persistencia del sistema, esto es debido a que es la única secuencia temporal que permite que los sitios que quedan vacíos en un paso temporal dado sean recolonizados antes que termine ese paso temporal.

En la tabla 1 se observa que las implementaciones *SF* y *RF* con el tipo temporal 1 están agrupadas (grupo *F1*), y lo mismo sucede con el tipo 2 (grupo *F2*). Las medianas de extinción del grupo *F1* son significativamente diferentes (Prueba Mann-Whitney, P<0.05) mientras que las del grupo *F2* no

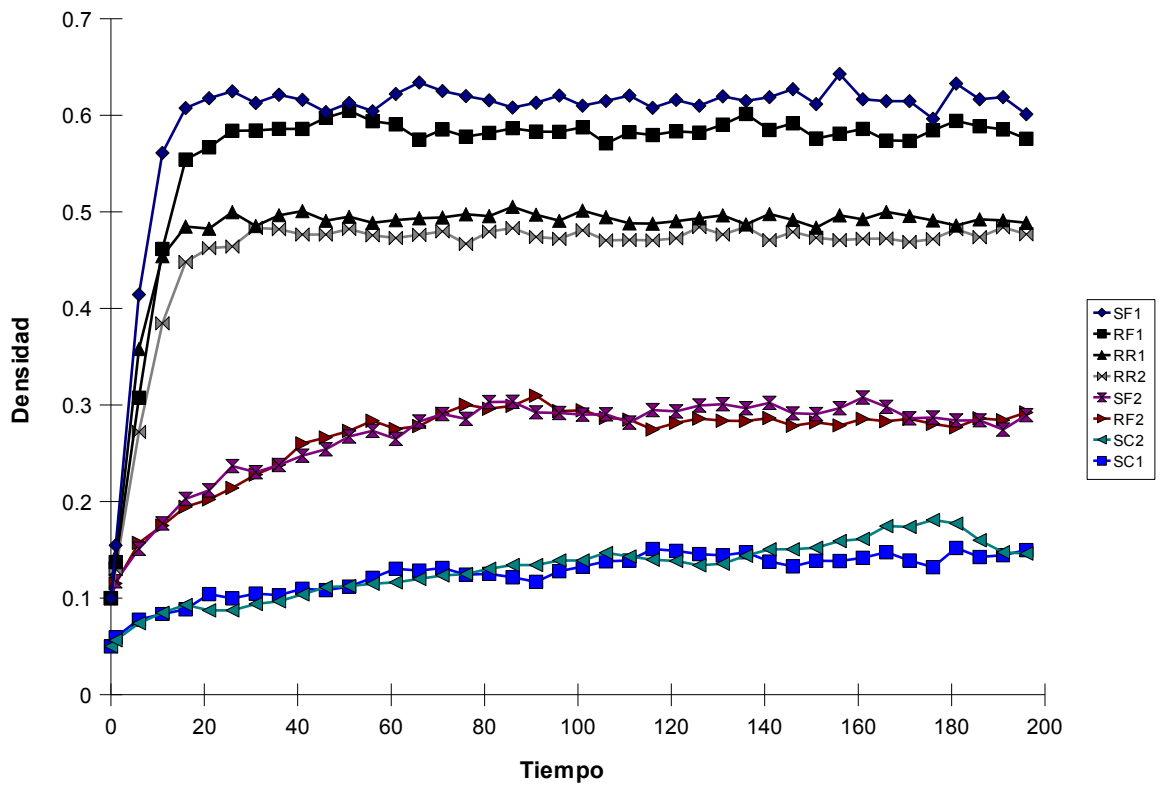
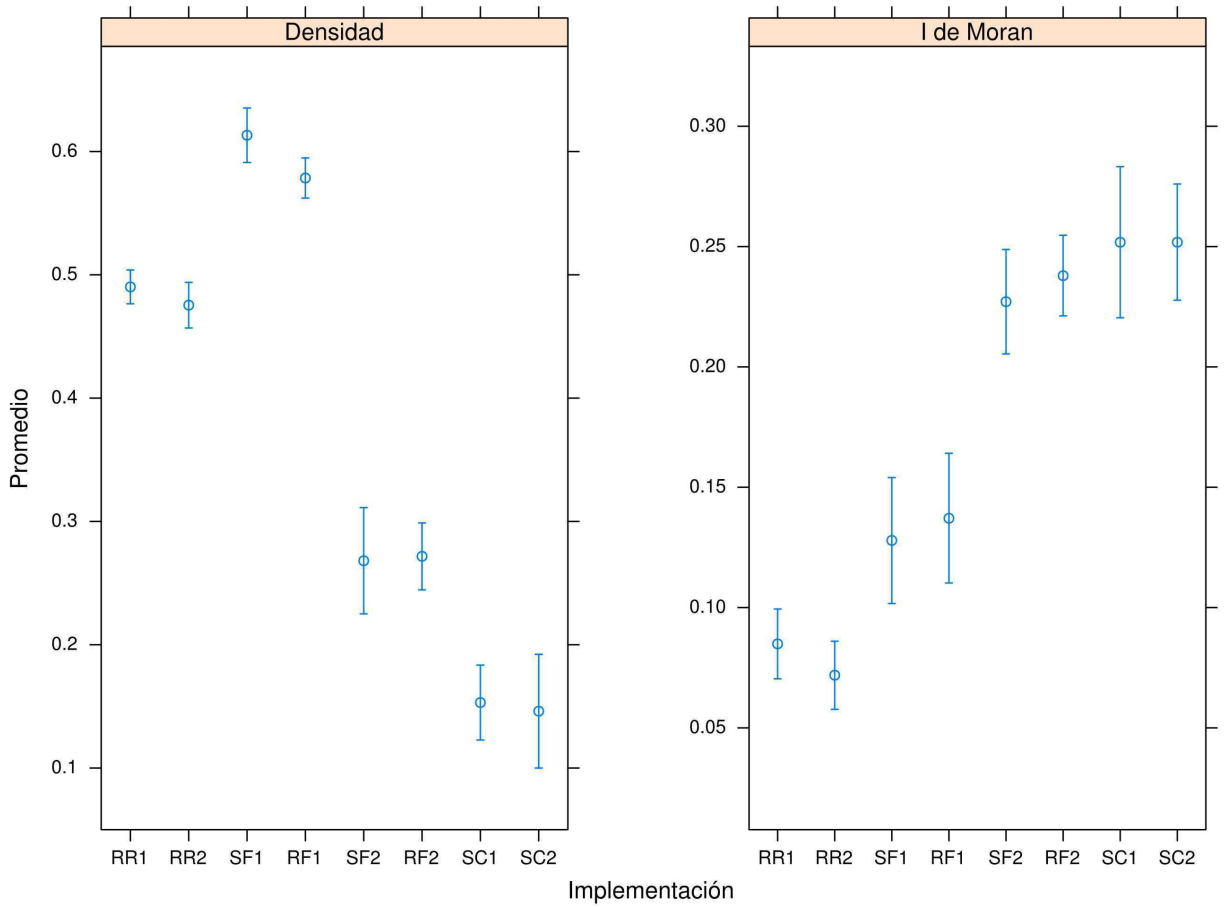


Figura 1. Densidad (fracción de sitios ocupados) vs. Tiempo para todos las implementaciones, utilizando una probabilidad de extinción constante (P_e= 0.4).

lo son. Estos resultados son un hallazgo importante. Cuando un proceso de colonización espacial actúa de forma instantánea un sitio puede ser afectado por otro dentro de un mismo paso temporal, en este caso el orden espacial de evaluación de los sitios tiene consecuencias. En cambio, si este proceso espacial solamente causa los cambios en otros sitios después que toda la matriz fue evaluada, entonces el orden espacial en el cual se evalúa no es importante. Para estos dos grupos (*F1* y *F2*) el tipo temporal es más importante que el orden espacial de evaluación.

Las implementaciones *SC* tienen la menor CP_e y no hay diferencias entre los tipos de tiempo con respecto a la mediana de extinción (Prueba Mann-Whitney, P>0.1). Basándose en estos resultados se podría hacer una clasificación jerárquica usando el ordenamiento temporal de evaluación como primera variable para separar los grupos, luego el tipo de tiempo y finalmente el ordenamiento espacial.

Figura 2. Intervalos de confianza al 95% para la densidad y el Índice de autocorrelación espacial I de Moran, con la probabilidad de extinción constante (P_e= 0.4).



Descripción del comportamiento persistente

Si la probabilidad de extinción (P_e) está por debajo del valor crítico el sistema no evoluciona hacia una rápida extinción, sino que la cantidad de sitios ocupados se mantiene por un largo tiempo fluctuando alrededor de un valor medio (Figura 1).

En esta sección consideramos descriptores del comportamiento persistente del modelo e investigamos si estos son sensibles al ordenamiento espacio-temporal de evaluación.

El descriptor más obvio es la ocupación media, es decir el promedio a largo plazo del número de sitios ocupados en un momento dado. Como este sistema tiene un atractor puntual lo llamamos densidad de equilibrio (*DE*), que está presentada en la figura 1 para las ocho implementaciones del modelo. Las simulaciones fueron realizadas con $L = 100$ y $P_e = 0.4$, estos resultados no son sensibles al valor de L partiendo de la premisa de que L es suficientemente grande. Los resultados tampoco son sensibles a las condiciones iniciales (Durrett & Levin 1994).

En los modelos de autómatas celulares (CA) las interacciones son locales, por lo tanto es esperable que aparezcan correlaciones de corto alcance que en algunos casos produzcan patrones espaciales característicos.

Una de las formas de caracterizar estas correlaciones espaciales es usando el índice de autocorrelación espacial I de Moran (Henebry 1995), este indice puede tomar valores entre -1 y 1 siendo 0 en caso de no haber autocorrelación. En la figura 2 se presenta una estimación de este índice para las ocho implementaciones diferentes del modelo.

Luego de realizar una gran cantidad de simulaciones estocásticas encontramos que las densidades de equilibrio para una implementación dada nunca se desviaban del valor de tabla por más de 0.02. A partir de esto consideramos “similares” a las implementaciones cuyos valores de densidades

diferían en menos de 0.04.

Las implementaciones con secuencia temporal fija (*F*) y tipo de tiempo 1 las llamamos *F1* y tienen la mayor densidad de equilibrio (*DE*) para P_e=0.4, pero hay una diferencia considerable con respecto a la secuencia espacial (*SF1* y *RF1*). Las implementaciones con secuencia temporal y espacial al azar (*RR*) les siguen pero la diferencia entre ellas es menor. Las implementaciones con evaluación secuencial y temporal condicional (*SC*) tienen los menores valores de *DE*. Si las implementaciones *RR* se excluyen entonces la *DE* tiene el mismo patrón que CP_e y *ME*, esto es: primero el orden de los eventos, luego el tipo de tiempo y luego el orden espacial.

Los resultados de el índice de autocorrelación espacial I de Moran (IM) son similares a los de CP_e y *ME*, pero los grupos *F2* y *SC* se fusionan.

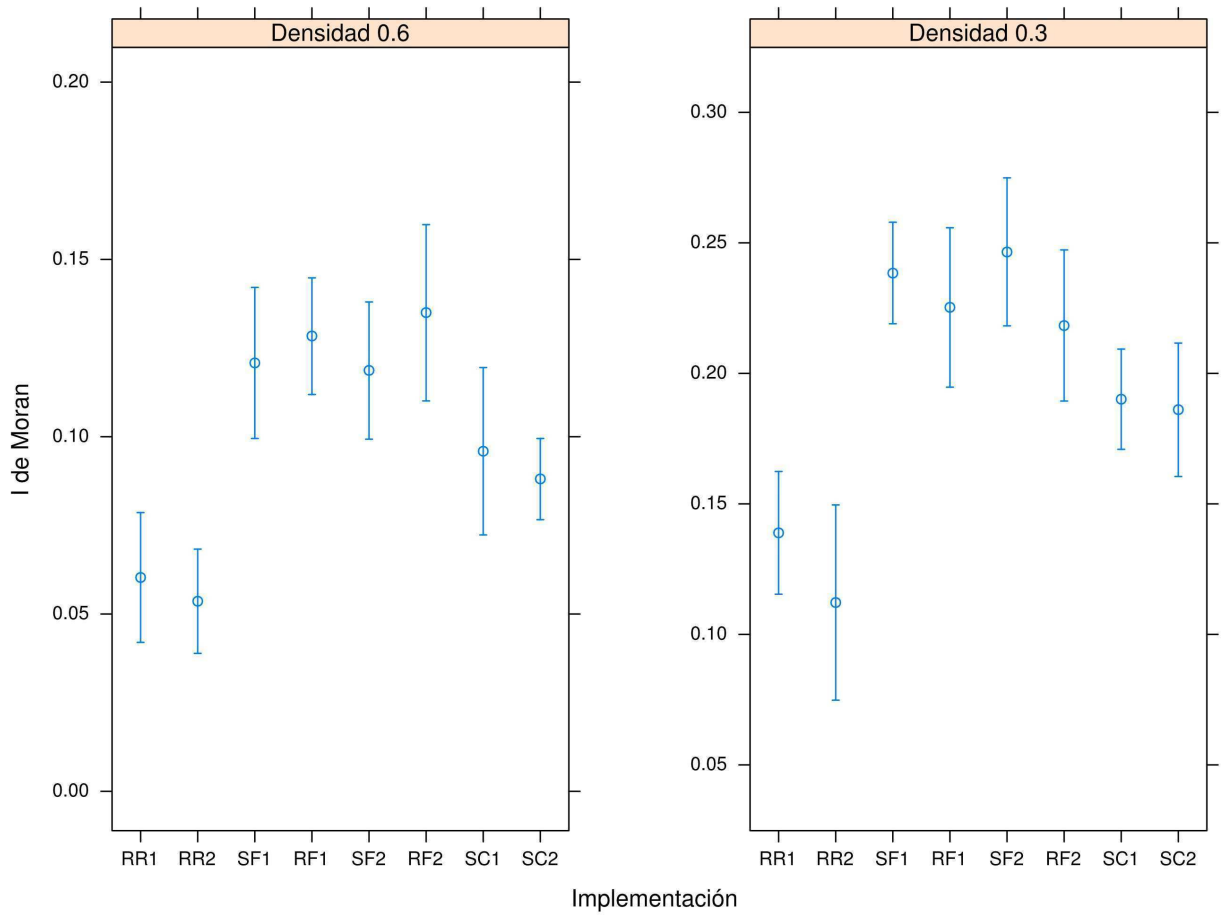


Figura 3. Intervalos de confianza al 95% del índice de autocorrelación espacial I de Moran para todas las implementaciones manteniendo la densidad de equilibrio (DE) a valores constantes.

Se sabe que los valores de *IM* están correlacionadas con la densidad de equilibrio (Oden 1995), a mayores valores de densidad se obtienen menores valores de *IM*.

Para controlar el efecto de la densidad se estimó *IM* manteniendo *DE* constante y ajustando el parámetro P_e. Se realizaron simulaciones para valores relativamente altos de *DE* y bajos, 0.6 y 0.3 respectivamente (Figura 3). Con esto se puede evaluar si las diferencias que se observan se deben a un efecto de la densidad o si realmente el patrón espacial es distinto.

A altas densidades los valores están menos dispersos pero siempre las implementaciones del tipo *RR* tienen los menores valores de *IM*, estas se diferencian claramente igual que en los resultados previos. Las implementaciones *SC* tienen los segundos menores valores, lo cual es muy diferente a los resultados obtenidos con P_e constante. Luego se forma un grupo diferente: las implementaciones *SF*, que se observa a baja densidad, y por último las implementaciones *RF* que no llegan a diferenciarse.

Tabla 2. Índice del parche mayor (IPM), número de parches (NP) y dimensión fractal (DF) para todas las implementaciones. En las primeras tres columnas se mantuvo constante la probabilidad de extinción (P_e) y en las otras columnas se mantuvo constante la densidad de equilibrio (DE). Los índices IPM and NP se determinaron con el software FRAGSTATS promediando 10 simulaciones ejecutadas durante 2000 pasos. La dimension fractal (DF) se calculó de la misma forma pero utilizando un algoritmo de conteo de cajas.

	IPM	*NP*	*DF*		*IPM*	*NP*	*DF*	*IPM*	*NP*	*DF*
P_e		0.4		*DE*		0.6			0.3	
Model										
SF1	99.5	11.4	1.997		99.5	9.6	1.997	14.2	148.6	1.905
RF1	99.2	13.9	1.995		99.5	10.0	1.997	12.0	149.7	1.905
*RR*2	93.5	63.4	1.994		99.5	12.2	1.999	7.9	306.0	1.955
*RR*1	95.8	51.5	1.993		99.5	11.7	1.999	7.2	269.9	1.947
RF2	7.4	191.8	1.895		99.3	11.2	1.997	10.1	175.4	1.915
SF2	6.7	191.2	1.881		99.2	11.8	1.998	12.1	174.9	1.915
*SC*1	4.7	198.7	1.888		99.6	9.5	1.998	12.0	183.6	1.927
*SC*2	4.4	201.1	1.856		99.6	11.0	1.999	11.3	186.3	1.928

Índices espaciales

Se estimaron algunos índices para caracterizar el patrón espacial: la dimensión fractal (*DF*), el número de parches (*NP*) y el índice del parche mayor (*IPM*) (McGarigal & Marks 1995). La dimensión fractal es una medida característica de algunos modelos de autómatas celulares (Hastings & Sugihara 1993; Alonso & Solé 2000) , se puede decir que la *DF* estima la complejidad del patrón espacial (O'Neill et al. 1988) y también que estima la forma en que se va llenando el espacio (Halley et al. 2004; Vedyushkin 1994). El índice *IPM* es la proporción del numero total de sitios (LxL) ocupada por el parche más grande. Para los índices *IPM* y NP se asumió un vecindario de los ocho sitios más cercanos, es decir que una sitio se toma como perteneciente a un parche si una de estos ocho sitios está ocupado. Como estos tres índices dependen de la densidad (Gustafson & Parker 1992) además de las simulaciones manteniendo constante P_e, se realizaron simulaciones a

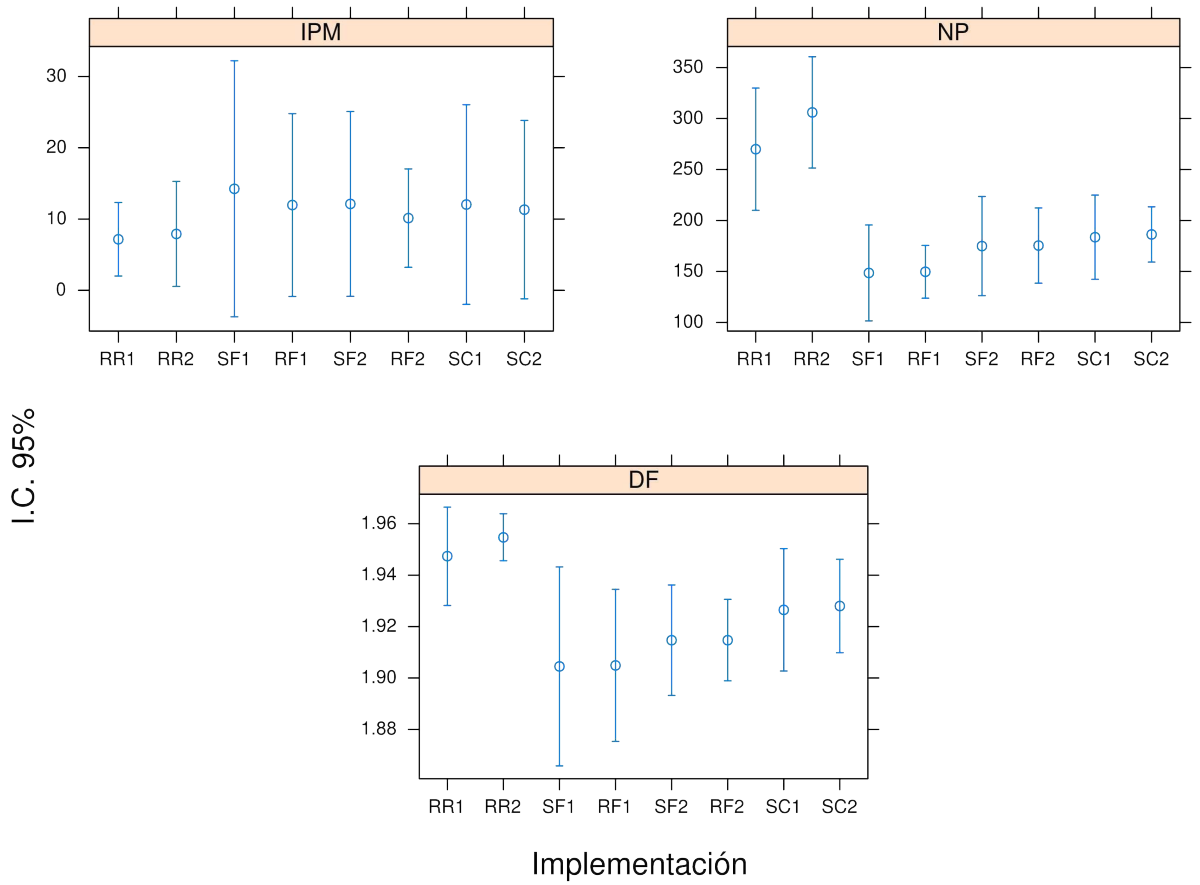


Figura 4. Intervalos de confianza al 95% para el índice del parche más grande (IPM), el número de parches (NP) y la dimensión fractal (DF), a densidad constante al 0.3, para todas las implementaciones del modelo.

densidad constante (ajustando los valores de P_e hasta lograr la densidad de equilibrio deseada) y luego se calcularon los índices (Tabla 2).

.En densidades altas todas las implementaciones tienen índices muy similares, pero a bajas densidades aparecen las diferencias. Aunque al analizar los intervalos de confianza (Figura 4), sólo el grupo *RR* se diferencia del resto con respecto a los índices NP y *DF*; en el caso de *IPM* no hay diferenciación. Es interesante notar que para *IPM* y *DF* hay una menor dispersion en los datos para el grupo *RR*. Con respecto a NP la dispersion de los datos en *RR* tiende a ser mayor, esto en cierta medida confirma las complejas relaciones que se establecen entre el patrón espacial, los índices utilzados y los procesos que los generan (Remmel & Csillag 2003; Fortin et al. 2003; Turner 2005).

Discusión

Los modelos simples, como el presentado en este capitulo, no pretenden dar una descripción detallada y precisa de los sistemas ecológicos, pero si capturar la dinámica conceptual. Por lo tanto se puede argüir que las diferencias encontradas entre las implementaciones podrían no ser de importancia crítica, porque la dinámica conceptual siempre es la misma. Pero podrían ser muy importantes en modelos aplicados a casos reales donde se requieren predicciones cuantitativas. En modelos más complejos la acumulación de estas diferencias llevaría, muy probablemente, a diferencias marcadas en su comportamiento. En general encontramos diferencias muy marcadas con respecto a los parámetros demográficos: densidad y extinción; también hay diferencias respecto al patrón espacial pero no se producen en todos los grupos de implementaciones.

Cuando se cambia el ordenamiento espacial y temporal de los eventos hay un efecto sinérgico en la dinámica del modelo, el grupo *RR* tiene siempre las diferencias más amplias con respecto al resto. Este grupo tiene varias características singulares: solamente en él se puede producir un evento de colonización (C_{ev}) antes del correspondiente evento de extinción (E_{ev}); se produce una gran cantidad de pequeños parches (tiene el menor valor de *IPM* y el mayor de *NP*) y en consecuencia siempre

tiene el menor índice de autocorrelación espacial (*IM*). Estas características incrementan el número de eventos de colonización exitosos debido a que un sitio ocupado tiene una menor probabilidad de tener otros sitios ocupados en su entorno. Por lo tanto el grupo tiene las mayores medianas de extinción (*ME*), pero sorpresivamente no tiene las mayores densidades de equilibrio (*DE*). Aunque no se trató de simular ninguna estratégia ecologica en particular esto marca la importancia de la sincronía en la dinámica de poblaciones y metapoblaciones; mientras más sincronía hay en una metapoblación menor es el tiempo esperado de persistencia, esto es conocido como el efecto rescate (Liebhold et al. 2004).

Otro grupo bien diferenciado es *SC*, que a pesar de tener un valor bajo de *IM* tiene el menor tiempo de extinción. Hay que notar que el orden de evaluación espacial de *SC* es secuencial, entonces esperaríamos un valor alto de *IM*, pero en cambio encontramos el segundo menor valor. El otro grupo de implementaciones con orden de evaluación secuencial es *SF*, que solamente tiene el mayor *IM* a baja *DE*. Entonces inferimos que el orden de evaluación espacial no produce de por sí una mayor autocorrelación espacial, lo cual sugiere que una combinación de los ordenamientos temporal y espacial determinan el comportamiento de las implementaciones del modelo.

Las implementaciones con tipo de tiempo 1 tienen generalmente un mayor *DE* y *ME* que las de tipo 2; esto es debido a la posible colonización de un sitio que no ha sido evaluado, si este sitio es colonizado puede disparar otros eventos de colonización, esto tiene el efecto de elevar el valor de *ME* y de *DE*. La excepción es con el grupo *SC*, donde la secuencia temporal de eventos invierte el patrón de *ME*. En *SC*1, cuando se evalúa un sitio recientemente colonizado, primero se considera un evento de extinción, por lo que este sitio podría resultar extinto antes de que termine el paso temporal en transcurso. En *SC*2 un sitio recientemente colonizado puede resultar extinto sólo en el siguiente paso temporal. Pero el hecho de evaluar primero el evento de extinción hace que bajen los valores de *ME*.

El grupo *F1* tiene los mayores valores de *DE*, esto es debido a que en la implementación del modelo

se realizan primero todos los eventos de extinción (E_{ev}), después los de colonización (C_{ev}) y luego se mide la densidad, entonces estamos midiendo en el momento de máxima densidad. Cuando C_{ev} y E_{ev} se evalúan de forma asincrónica la densidad es menor, como sucede en *RR*, porque medimos la siempre la densidad promedio.

Ninguno de los índices espaciales que utilizamos puede predecir completamente la persistencia del sistema cuando la P_e es menor que CP_e. Solamente CP_e da una idea de la mediana de extinción, pero en la mayoría de los casos esta no es un estimador que se pueda medir en los sistemas ecológicos. La relación de la persistencia y la dimensión fractal (*DF*) en el sentido de que los sistemas más persistentes (mayor *ME*) tienen menor *DF* no se confirmó en este estudio (Hastings et al. 1982; Hill & Caswell 1999; Sugihara & May 1990), debido a que las implementaciones más persistentes (*RR*) tienen la mayor *DF*.

Algunas características de las implementaciones del modelo, como alta densidad, gran persistencia, el desarrollo de parches pequeños o grandes, podrían ser una estrategia ecológica para un sistema determinado, es muy significativo el hecho de que estas estrategias diferentes puedan producirse solamente cambiando el orden espacio-temporal de los eventos.

El grupo *RR* tiene las características mas realistas para el orden espacial y temporal de evaluación considerando la mayoría de las poblaciones biológicas. La sincronización impuesta por el ordenamiento espacial S y por las secuencias temporales F y C pueden pensarse como realistas sólo en ambientes con alto estrés. Pero las implementaciones *RR* requieren un esfuerzo computacional muy superior, con el advenimiento de supercomputadoras compuestas por redes de pc de escritorio (Sterling et al. 1995) la capacidad de procesamiento se ha hecho mucho más accesible para este tipo de simulaciones.

Los resultados de este trabajo prueban que el ordenamiento de los eventos en los modelos de autómatas celulares puede tener un gran impacto en sus predicciones. Lo fundamental es que el ordenamiento se centre en los supuestos biológicos más que en la facilidad de programación o la

velocidad de procesamiento, sino se corre el riesgo de introducir supuestos que no se condicen con la realidad.

Algunos sistemas biológicos tienen mecanismos que causan un correlación temporal de los eventos. Por ejemplo en muchas especies existe una época de apareamiento y/o una época de alumbramiento, pero es poco probable que todos las crías nazcan dentro de un intervalo tan corto que no se produzca ninguna muerte, por lo tanto el algoritmo que se utilice debería tener en cuenta esta posibilidad. La correlación temporal en el nacimiento de crías puede ser simulada haciendo estos eventos mas probables, por ejemplo, en primavera que en invierno, pero dejando cierta probabilidad de que puedan producirse fuera de este período. En el modelo presentado esto se podría simular transformando el parámetro constante P_c en una función del tiempo con un período apropiado.

En el trabajo de Huberman & Glance (1993) se demostró la importancia del ordenamiento de los eventos en un modelo de sistemas sociales y evolución de la cooperación entre individuos. Ellos observaron que un estudio anterior sobre el “dilema del prisionero” (Nowak & May 1992) contenía la suposición implícita de la completa sincronización entre individuos. Si esta sincronicidad se rompía, las simulaciones generaban resultados cualitativos diferentes: las estrategias que que persistían en el modelo de Nowak y May no sobrevivían en el de Huberman y Glance. Los importantes efectos de la sincronía en estos modelos se deben a que ellos usaban reglas determinísticas en sus autómatas celulares, en cambio en el presente estudio se utilizaron reglas estocásticas lo cual suaviza los efectos de la sincronía en la actualización de los sitios.

Se ha demostrado que los resultados generados por un modelo de autómatas celulares depende en forma crítica de las suposiciones acerca del ordenamiento de los eventos. Algunas técnicas y algoritmos que mantienen la información de cada sitio en bits de la memoria del computador pero realizan operaciones sobre palabras completas, por ej. (McCauley et al. 1993) pueden ser muy útiles para acelerar las simulaciones de los modelos espacialmente explícitos. Estas técnicas pueden

introducir sincronicidades entre los sitios. Se debe tener un extremo cuidado al especificar los modelos para el ordenamiento refleje las suposiciones biológicas, esto sin duda produciría modelos que representen con mayor exactitud el sistema en consideracion. Ademas una descripción detallada de los mecanismos utilizados en el ordenamiento de los eventos es imprescindible para otros investigadores que desearan reproducir los resultados de un modelo publicado.

Bibliografía

Alonso, D. & Solé, R.V., 2000. The DivGame Simulator: a stochastic cellular automata model of rainforest dynamics. *Ecological Modelling*, 133(2000), 131-141.

Anderson, K. & Neuhauser, C., 2002. Patterns in spatial simulations—are they real? *Ecological Modelling*, 155(2002), 19-30.

Buttel, L., Cox, J.T. & Durrett, R., 1993. Estimating the critical values of stochastic growth models. *Journal of Applied Probability*, 30, 445-461.

Colasanti, R.L. & Grime, J.P., 1993. Resource dynamics and vegetation processes: a deterministic model using two-dimensional cellular automata. *Functional Ecology*, 7, 169-176.

Colasanti, R.L., Hunt, R. & Askew, A.P., 2001. A self-assembling model of resource dynamics and plant growth incorporating plant functional types. *Functional Ecology*, 15, 676-687.

Conroy, M.J. et al., 1995. Parameter estimation, reliability, and model improvement for spatially explicit models of animal populations. *Ecological Applications*, 5(1), 17-19.

Dunning, J.B. et al., 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications*, 5(1), 3-11.

Durrett, R. & Levin, S.A., 2000. Lessons on Pattern Formation from Planet WATOR. *Journal of Theoretical Biology*, 205(2), 201-214.

Durrett, R. & Levin, S.A., 1994. Stochastic spatial models: a user's guide to ecological aplications. *Phil.Trans.R.Soc.Lond.B*, 343, 329-350.

Ellison, A.M. & Bedford, B.L., 1995. Response of a wetland vascular plant community to disturbance: a simulation study. *Ecological Applications*, 5(1), 109-123.

Eppstein, M.J., Bever, J.D. & Molofsky, J., 2006. Spatio-temporal community dynamics induced by frequency dependent interactions. *Ecological Modelling*, 197, 133-147.

Fortin, M.J. et al., 2003. On the role of spatial stochastic models in understanding landscape indices in ecology. *Oikos*, 102(1), 203-212.

Fuller, M.M. et al., 2008. Testing the Robustness of Management Decisions to Uncertainty: Everglades Restoration Scenarios. *Ecological Applications*, 18(3), 711-723.

Green, D.G., 1989. Simulated effect of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio*, 82, 139-153.

Gustafson, E.J. & Parker, G.R., 1992. Relationships between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology*, 7(2), 101-110.

Halley, J.M. et al., 2004. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters*, 7(3), 254-271.

Hassell, M.P., Comins, H.N. & May, R.M., 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353, 255-258.

Hastings, H.M. et al., 1982. Time scales, persistence and patchiness. *BioSystems*, 15, 281-289.

Hastings, H.M. & Sugihara, G., 1993. *Fractals : A User's Guide for the Natural Sciences*, Oxford, New York: Oxford University Press.

Henebry, G.M., 1995. Spatial model error analysis using autocorrelation indices. *Ecological Modelling*, 82, 75-91.

Hill, M.F. & Caswell, H., 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecology Letters*, 2(2), 121-127.

Hogeweg, P., 1988. Cellular automata as a paradigm for ecological modeling. *Applied Mathematics and Computation*, 27, 81-100.

Huberman, B.A. & Glance, N.S., 1993. Evolutionary Games and Computer Simulations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90, 7716-771.

Hunt, R. & Colasanti, R.L., 2007. Self-assembling Plants and Integration across Ecological Scales. *Ann Bot*, 99(5), 1023-1034.

Li, B., 2000. Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. *Ecological Modelling*, 132(1-2), 33-50.

Liebhold, A., Koenig, W.D. & Bjørnstad, O.N., 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 467-490.

Liu, J. & Ashton, P.S., 1998. FORMOSAIC: an individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. *Ecological Modelling*, 106(2-3), 177-200.

Liu, J. & Ashton, P.S., 1999. Simulating Effects Of Landscape Context And Timber Harvest On Tree Species Diversity. *Ecological Applications*, 9(1), 186-201.

McCauley, E., Wilson, W.G. & De Roos, A.M., 1993. Dynamics of age-structured and spatially structured predator-prey interactions: individual based models and population level formulations. *The American Naturalist*, 142(3), 412-442.

McGarigal, K. & Marks, B.J., 1995. *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*, U.S. Forest Service General Technical Report PNW 351. Available at: http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html.

Nowak, M.A. & May, R.M., 1992. Evolutionary games and spatial chaos. *Nature*, 355, 826-829.

Oden, N., 1995. Adjusting Moran's I for population density. *Statistics In Medicine*, 14, 17-26.

O'Neill, R.V. et al., 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1(3), 153-162.

Pulliam, R.H., Dunning, J.B.J. & Liu, J., 1992. Population dynamics in complex landscapes: a case study. *Ecological Applications*, 2(2), 165-177.

Remmel, T. & Csillag, F., 2003. When are two landscape pattern indices significantly different? *Journal of Geographical Systems*, 5(4), 331-351.

Ruxton, G.D., 1996. Effects of the spatial and temporal ordering of events on the behaviour of a simple cellular automata. *Ecological Modelling*, 84, 311-314.

Soares-Filho, B.S. et al., 2006. Modelling conservation in the Amazon basin. *Nature*, 440(7083), 520-523.

Sterling, T. et al., 1995. BEOWULF: A parallel workstation for scientific computation. In *Proceedings of the 24th International Conference on Parallel Processing*. Available at: http://eprints.kfupm.edu.sa/28198/ [Accessed May 22, 2009].

Sugihara, G. & May, R.M., 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(3), 79-86.

Turner, M.G., 2005. Landscape Ecology: What Is the State of the Science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 319-344.

Vedyushkin, M.A., 1994. Fractal properties of forest spatial structure. *Plant Ecology*, 113(1), 65-70.

Walters, C., Gunderson, L. & Holling, C.S., 1992. Experimental policies for water management in the everglades. *Ecological Applications*, 2(2), 189-202.

Wiegand, T., Milton, S.J. & Wissel, C., 1995. A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid karoo, south africa. *Ecology*, 76(7), 2205-2221.

Wolfram, S., 1984. Cellular automata as models of complexity. *Nature*, 311, 419-424.

Zhang, Y.A. et al., 2008. Cellular Automata: Simulating Alpine Tundra Vegetation Dynamics in Response to Global Warming. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40(1), 256-263.

CAPÍTULO 2

Determinación de procesos ecológicos a partir del análisis de patrones espaciales

Introducción

La caracterización de loa patrones espaciales generados por la distribución de los individuos es un tema muy importante tanto para la ecología teórica como aplicada (Okubo 1980; Klausmeier 1999; Watt 1947; Hassell et al. 1991). La existencia de un patrón espacial en particular puede ser el resultado de la interacción de uno o varios procesos ecológicos tales como: competencia, dispersión, migración, herbiboría, interacciones con patógenos, disturbios o sucesión. Todos estos factores pueden a su vez interactuar con patrones físicos preexistentes en el ambiente; finalmente podemos agregar la influencia del hombre a través del uso de la tierra y la fragmentación del paisaje (Gardner & Urban 2007; Turner 2005). Dicho de otro modo, la mayoría de los procesos ecológicos tienen una dimensión espacial porque operan entre unidades vecinas (Levin 1992), por lo tanto es de esperar que el patrón espacial esté mezclado de forma inseparable con los procesos.

Hay diferentes teorías que explican de que manera los procesos generan patrones espaciales. Un ejemplo muy interesante es el de los bosques tropicales; allí se vio que son comunes las distribuciones espaciales regulares y las bajas densidades de los adultos (Hubbell 1979); estas observaciones dieron lugar a la hipótesis de Janzen-Connell, que propone que los depredadores de semillas y plántulas reducen la regeneración alrededor del árbol madre produciendo el patrón regular (Janzen 1970; Connell 1971). Sin embargo, la competencia entre plantas vecinas es otro proceso que puede generar patrones espaciales regulares debido a la supresión y muerte de los individuos en áreas de alta densidad (Antonovics & Levin 1980). La hipótesis nula correspondiente a este proceso fue llamada: hipótesis de mortalidad aleatoria (Peterson & Squiers 1995; Sterner et

al. 1986).

Los patrones producidos por las interacciones intra o inter-específicas pueden ser enmascarados por la existencia de heterogeneidad ambiental, distribuciones etarias sesgadas, dispersión de semillas restringida, entre otros factores (Kenkel 1988). El patrón espacial suele ser investigado en estudios observacionales donde las condiciones no pueden ser controladas. Por lo tanto, a menos que la heterogeneidad ambiental y los otros posibles factores sean medidos y controlados mediante un muestreo estratificado, el patrón espacial de las poblaciones naturales puede solamente sugerir la existencia de un proceso desconocido. Para mejorar esta situación se han propuesto metodologías tales como el análisis de los cambios en el patrón espacial estudiado en tiempos diferentes (Peterson & Squiers 1995) y la formulación de hipótesis claramente definidas (Barot et al. 1999). Otra forma de atacar este problema es mediante el desarrollo de modelos que incluyan todos los factores que podrían influenciar el patrón espacial para luego comparar las simulaciones de esos modelos con los datos de campo. Un problema potencial con este tipo de aproximación es que la gran cantidad de parámetros y la superposición de varios procesos hacen difícil la adquisición de datos para ajustar el modelo y luego para validarlo, aunque en algunos casos se ha tenido éxito (Pacala et al. 1996; Pacala 1993). Otro método propuesto es empezar con modelos sencillos e ir refinándolos y complicándolos a medida que hay más datos disponibles (Gardner & Urban 2007).

En el caso de poblaciones vegetales, los diferentes tipos de dispersión y su interacción con agentes dispersores, pueden llegar a establecer relaciones que operan a escalas espaciales muy distintas (Nathan & Muller-Landau 2000; Dalling et al. 1998; Wang & Smith 2002) esto puede, en consecuencia, producir patrones espaciales a escalas diferentes. Se demostró que las conclusiones apropiadas para una escala de heterogeneidad ambiental pueden ser inapropiadas al transferirse a otra escala (Addicott et al. 1987). Por lo tanto, los niveles de resolución y la heterogeneidad en todas las escalas relevantes para una investigación en particular deben ser tenidas en cuenta al definir los diseños muestrales y las prioridades de investigación. Por ello es necesario utilizar

métodos capaces de analizar patrones espaciales con varias escalas; algunos de estos métodos son: la lacunaridad basada en la teoría de fractales (Plotnick et al. 1996), los variogramas que son principalmente usados en geoestadística (Rossi et al. 1992) y la auto-correlación espacial (Legendre & Fortin 1989), el análisis espectral (Mugglestone & Renshaw 1996; Renshaw & Ford 1983) y las wavelets (Dale & Mah 1999; Keitt & Urban 2005).

Los métodos más apropiados para el análisis del patrón espacial dependen del tipo de datos que haya sido tomado, se puede hablar de datos que referencian a una posición puntual en el espacio y de datos que referencian un área (Perry et al. 2002). Nosotros nos vamos a centrar en los que referencian a un punto que son los utilizados para el análisis de distribuciones de organismos sésiles. Uno de los métodos más potentes para este tipo de datos son las funciones *K* de Ripley (Ripley 1977), que han sido usadas extensivamente en ecología (Haase 1995; Debski et al. 2002; Barot et al. 1999; Schurr et al. 2004; Wiegand & Moloney 2004).

Un método relacionado es la función de densidad de pares *g*, cuyo uso no es tan común pero ha sido recientemente aplicada en un estudio intensivo del patrón espacial en bosques tropicales (Condit et al. 2000). La función *g* es una medida de agregación con sentido biológico que evalúa la densidad específica en el vecindario de un individuo (Condit et al. 2000) y también ha sido propuesta como una herramienta exploratoria en estadística espacial (Stoyan et al. 1987).

En este capítulo se investiga si mediante el análisis del patrón espacial se puede determinar la presencia de dos procesos que actúan de forma contraria: dispersión y competencia. Para simular la distribución de individuos en el espacio se utilizó un modelo de autómatas celulares previamente desarrollado (Ver capítulo 1), al cual se le agregaron los parámetros necesarios para generar el patrón espacial. Para este análisis se utilizaron la función *g* y la función *L* de Ripley, que es la transformación raíz cuadrada de la función *K* (Besag 1977). Estas funciones tienen la capacidad de detectar patrones a distintas escalas, lo cual es fundamental para detectar la interacción entre un proceso de dispersión, que genera un patrón agregado a una escala; y un proceso de competencia,

que genera un patrón regular a otra escala diferente. Si no es posible detectar los procesos en estas condiciones relativamente simples, estos métodos no serían útiles para analizar los patrones espaciales naturales donde los diversos factores que actúan dificultan las estimaciones.

Métodos

Simulaciones de procesos y generación del patrón espacial

Los patrones espaciales se generaron usando el modelo de autómatas celulares estocástico previamente construido (ver capítulo 1), modificado para incluir los procesos de dispersión y competencia. El modelo se ajustó para simular patrones espaciales de bosques, aunque esto no le resta generalidad sino que simplemente sirvió para acotar el rango de parámetros utilizado.

Se realizó un solo paso temporal y se evaluaron de forma fija primero la dispersión y luego la competencia, para obtener un efecto similar a la evaluación al azar (ver capítulo 1) se empezó evaluar desde una esquina distinta tomada al azar en cada simulación.

Se realizaron dos experimentos con distintas formas de dispersión:

1) ***Dispersión global al azar***,los individuos se sembraron eligiendo sus coordenadas al azar. En este caso el patrón espacial es producido solamente por el proceso de competencia.

2) ***Dispersión local***, a partir de los individuos sembrados inicialmente se dispersaron 10 individuos nuevos utilizando una distribución exponencial negativa isotrópica (Okubo & Levin 1989) con una distancia media de dispersión (*dmd*) de 10 sitios. Aquí actúan los dos procesos.

Para simular la competencia se asumió que una planta dada puede interactuar sólo dentro de una

distancia limitada (Harper 1977; Antonovics & Levin 1980). En consecuencia se tomó un vecindario circular de radio *vr* dentro del cual los individuos compiten (Pacala & Silander 1990; Molofsky et al. 1999) La probabilidad de muerte (*pm*) se calculó como

pm = *ms* x *nn*, donde *nn* es el número de individuos dentro del área definida por *vr;* y *ms* es la tasa de incremento de la mortalidad por individuo, si el producto es mayor que 1 se establece *pm*=1. Si el parámetro *ms* es igual a 1 solamente sobrevive un individuo cuando no tiene ningún vecino dentro del entorno *vr*.

Análisis del patrón espacial

Se utilizaron dos funciones para analizar el patrón espacial: la función *K* de Ripley (Ripley 1977) y la función de densidad de pares (Ripley 1977; Stoyan et al. 1987). Estas funciones describen la distribución de puntos para diferentes áreas circulares, cuyo radio es *r.* Entonces *K(r)* es el número esperado de individuos vecinos dentro de la distancia *r* centrada en un punto arbitrario dividido por la intensidad del patrón espacial *λ* (densidad de puntos en el área de estudio). Usualmente se prefiere utilizar una transformación que es mucho más fácil de interpretar y que tiene una varianza estable: $L(r)=\sqrt{\frac{K(r)}{pi}}-r$, si el patrón espacial es al azar *L(r)* = 0, si el patrón es agregado *L(r)* > 0 y *L(r)* < 0 si el patrón es regular (Besag 1977; Moeur 1993).

Si en vez de tomar toda el área centrada en un punto como en la función *K(r)* se toma un anillo desde *r-dr* hasta *r,* se origina la función de densidad de pares *g(r).* Esta función tiene un valor teórico de 1 cuando el patrón espacial es al azar, menor que 1 cuando es regular y mayor que 1 cuando es agregado (Stoyan et al. 1987).

Ambas funciones están determinísticamente relacionadas: *λ g(r)* está basado en la distribución de distancias *r* entre todos los pares de puntos, mientras que *λ K(r)* está basada en la distribución

acumulada de frecuencias correspondiente (Wiegand & Moloney 2004).

Cuando un punto *i* está más próximo al límite del área de estudio que a un punto vecino *j*, se debe calcular una corrección de borde. Se utilizó el método no sesgado propuesto por Ripley (1977).

Estrategia de simulación

Para explorar un rango de patrones espaciales se utilizó un esquema factorial. Se asumió el tamaño de cada sitio en 1 metro para interpretar mejor los resultados. El efecto la extensión del área de muestreo se investigó modificando el valor del lado de la grilla usada en el modelo (*lado*) con los siguientes niveles: 128 y 256 metros. La escala del proceso de mortalidad se modificó cambiando el radio del vecindario (*vr*) con los niveles: 2, 5 y 10 metros. La intensidad global del patrón espacial se modifico usando distintas densidades iniciales (*dini*), se sembraron 30.5 y 61 ind/ha, lo que equivale a 50 y 100 individuos para el *lado* menor y 200 y 400 individuos para el *lado* mayor. La intensidad del proceso de competencia se modificó cambiando la tasa de incremento de la mortalidad (*ms*) con los niveles: 0.1, 0.5 y 1.

Para cada combinación de los niveles de los factores se realizaron 200 simulaciones y se estimaron las funciones *L(r)* y *g(r)*. Cada una de estas estimaciones fue probada contra la hipótesis nula de aleatoriedad espacial completa (*CSR*), se utilizó el método de Monte Carlo para determinar la significancia estadística de los resultados. Se realizaron 500 simulaciones de un patrón aleatorio con la densidad media obtenida de las 200 simulaciones, para cada combinación de factores y niveles. A partir de estas se construyeron intervalos de confianza al 95% (p=0.05) para las funciones *L(r)* y *g(r)* (Besag & Diggle 1977). El procedimiento consiste en calcular el valor de la función para cada patrón espacial aleatorio generado y descartar el $p/2$ por ciento de los valores mayores y menores; el máximo y el mínimo de los valores restantes definen los límites del intervalo de confianza a dos colas (Moeur 1993), siendo p el valor de significancia deseado.

Mediante estos intervalos de confianza se calculó la frecuencia de un patrón regular significativo a

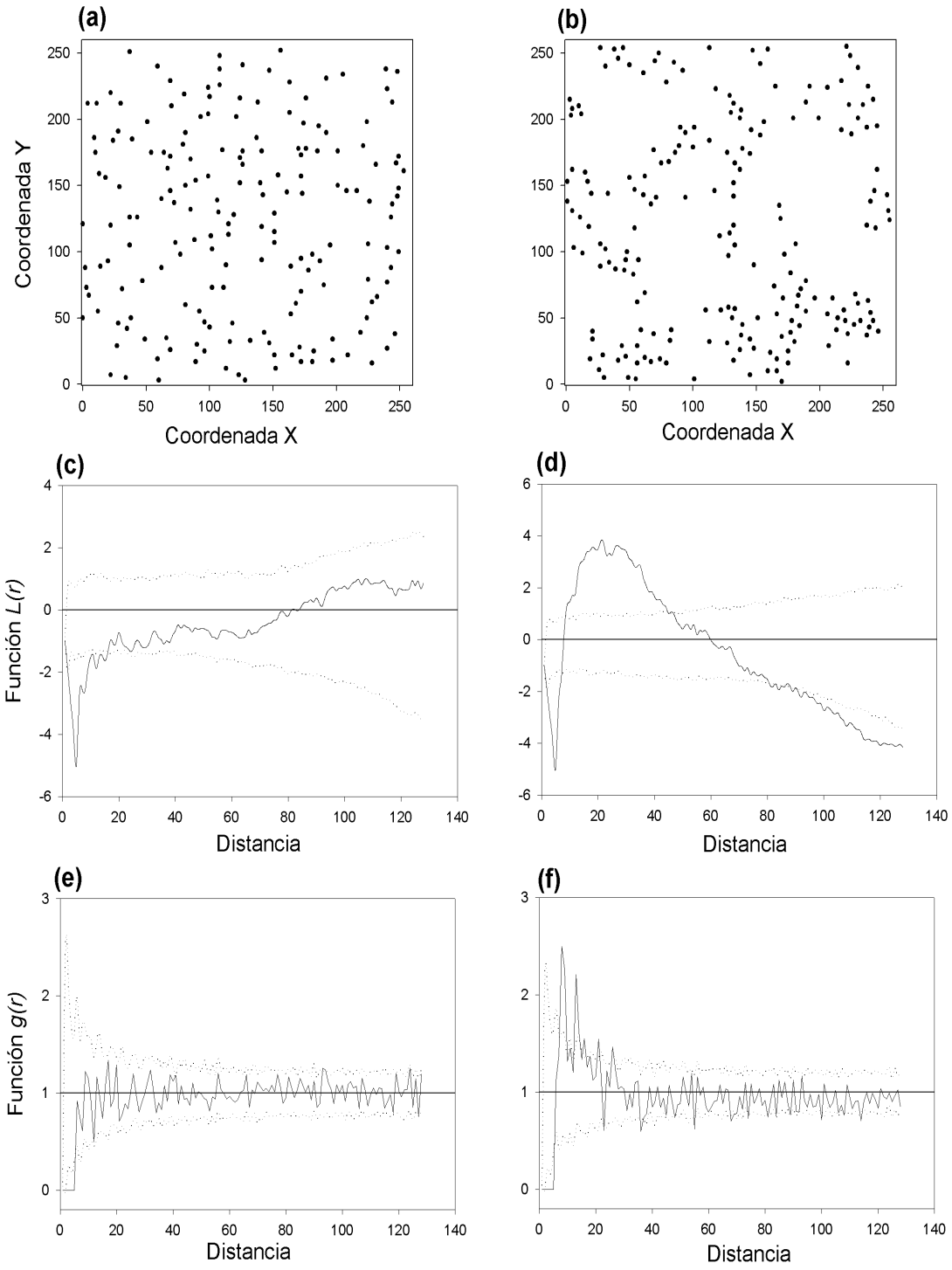


Figura 1. Ejemplo de los patrones espaciales simulados y las funciones usadas para detectar regularidad y agregación. ***(a)*** *Patrón espacial generado por un proceso de competencia con una escala de 5 metros.* ***(b)*** *Patrón espacial generado por el mismo proceso de competencia y un proceso de dispersión.* ***(c)*** *Función L(r) para el patrón (a).* ***(d)*** *Función L(r) para el patrón (b).* ***(e)*** *Función de densidad de pares g(r) para el patrón (a).* ***(f)*** *Función de densidad de pares g(r) para el patrón (b). Los parámetros usados en esta simulación fueron Init=61, lado=256, vr=5 y ms=1 (ver texto)*

Para la función *L(r)* se detecta la escala regular como un pico negativo a 5 metros. Para *g(r)*, la función tiene un valor de cero hasta 5 metros ya que ningún par de individuos está más cerca que esa distancia, esto es debido a que se utilizó *vr*=5 para estas simulaciones (Figura 1c y 1e). En el caso del patrón espacial generado por los procesos de competencia y dispersión, ambas funciones siguen mostrando el patrón regular a 5 metros (Figura 1d y 1f). La función *L(r)* muestra un patrón significativo de agregación desde 10 hasta 50 metros y un patrón regular espurio a distancias mayores; en este caso sabemos que ese patrón no está generado por ningún proceso sino que podría ser la amplificación del patrón regular de 5 metros. En otros casos la función L(r) muestra un patrón

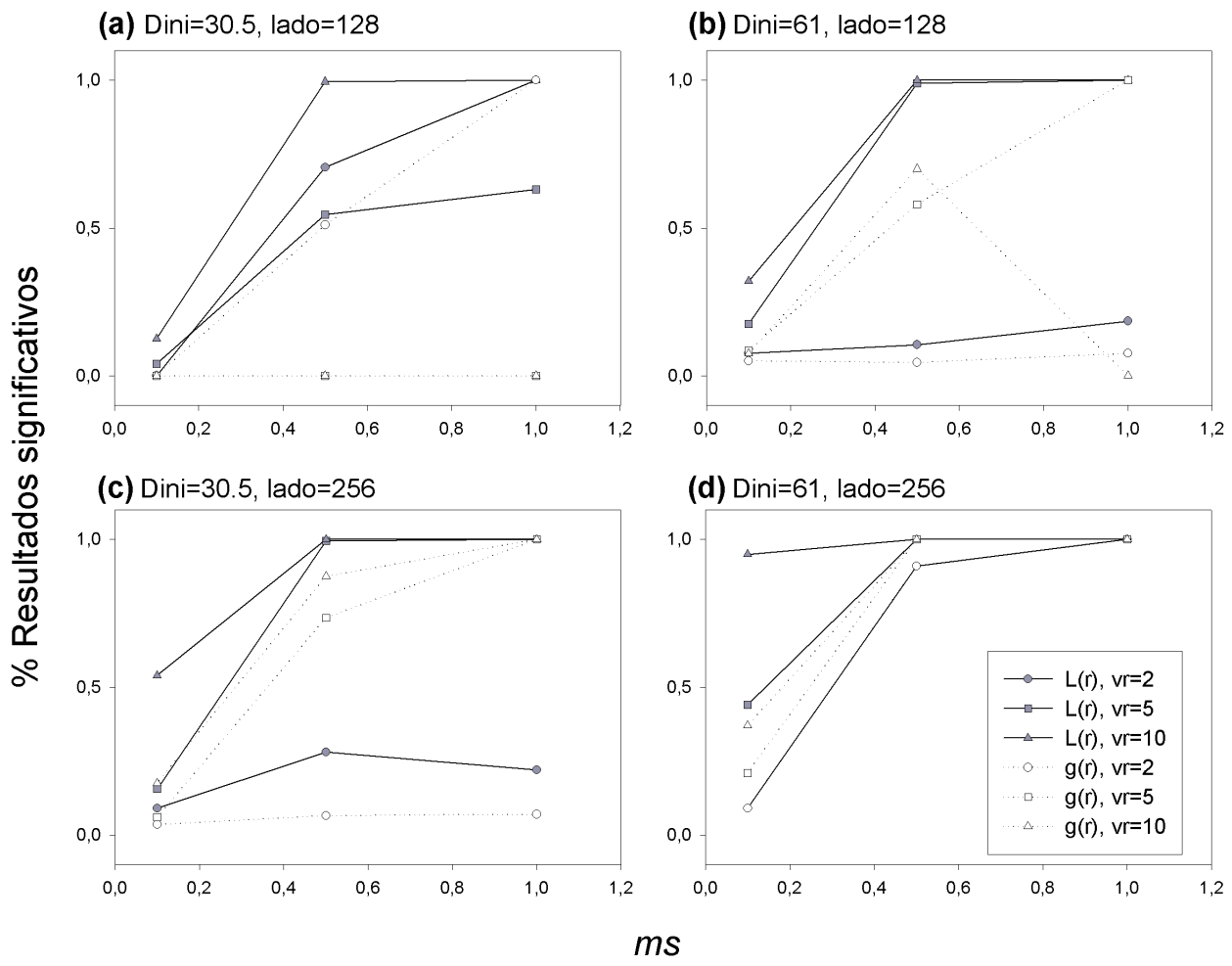


Figura 2. Porcentaje de resultados significativos para la detección de un patrón regular simulado (Experimento 1). Para detectar el patrón se utilizaron las funciones L(r) de Ripley y la densidad de pares g(r). Los factores usados en la simulación fueron: la tasa de mortalidad (ms), la densidad inicial (dini), el tamaño del área simulada (lado) y el radio del vecindario de competencia (vr)

agregado en todas las escalas superiores a 10 metros o también puede mantenerse dentro del patrón aleatorio después de los 50 metros.

Para la función *g(r)* el patrón agregado generado por la dispersión se muestra como una serie de picos entre 10 y 30 metros, luego también se observan una serie de picos negativos que corresponden al patrón regular espurio. La falsa interpretación de estos patrones espurios en ambas funciones como significativos debe evitarse mediante la utilización de modelos nulos más adecuados que el de aleatoriedad completa.

*Tabla 1.Modelo de regresión logística sin interacción para la frecuencia de detección de resultados significativos de un patrón espacial regular producido por un proceso de competencia. L(r) es la función K de Ripley transformada y g(r) es la función de densidad de pares. Las variables independiente incluidas en el modelo fueron: densidad inicial (dini), radio del vecindario (vr), lado del área cuadrada de simulación (lado) y la tasa de mortalidad (ms). En el experimento 1, los individuos se dispersaron al azar y luego se aplicó el proceso de competencia. En el experimento 2 los individuos se dispersaron a partir de otro individuo siguiendo una distribución exponencial. El número de patrones espaciales simulados fue 7200 en ambos casos. G, test estadístico global de verosimilitud; W, estadístico de Wald; *** Indica un resultado significativo con p <0.0005.*

	Experimento 1				Experimento 2			
	L(r)		*g(r)*		*L(r)*		*g(r)*	
G	3583.76***		2952.20***		6263.98***		2717.97***	
	W	Odds Ratio	W	Odds Ratio	W	Odds Ratio	W	Odds Ratio
dini	147.00	1.03 ***	423.64	1.04 ***	615.72	1.25 ***	1.55	1.50
vr	1050.97	1.47 ***	68.86	1.08 ***	549.51	2.44 ***	97.79	0.82 ***
lado	292.22	1.01 ***	1051.55	1.02 ***	600.14	1.05 ***	1.55	1.10
ms	1462.43	78.19 ***	1184.65	25.18 ***	656.55	1.45e+06 ***	444.85	68.00 ***

En la figura 1 puede verificarse que la función *g(r)* es mucho más variable que la función *L(r)*, debido a que la primera es una densidad de probabilidades , la segunda es la integración o acumulación de ésta y por lo tanto las variaciones se suavizan.

En el primer experimento, el porcentaje global de resultados significativos para el patrón regular fue mayor para *L(r)* (63%) que para *g(r)* (41%)(Chi^2 = 18.52, gl = 1, p= 1.7e-05), en todos los factores y niveles los porcentajes para *L(r)* son mayores o iguales que los de *g(r)* (Figura 2).

La regresión logística para el porcentaje de *L(r)* fue significativa y las cuatro variables que se analizaron también fueron significativas (Tabla 1). Usando como criterio el estadístico de Wald (Kleinbaum 1994) las variables más importantes fueron la tasa de mortalidad (*ms*) y el radio del vecindario (*vr*), aunque la contribución de *ms* fue mucho más importante.

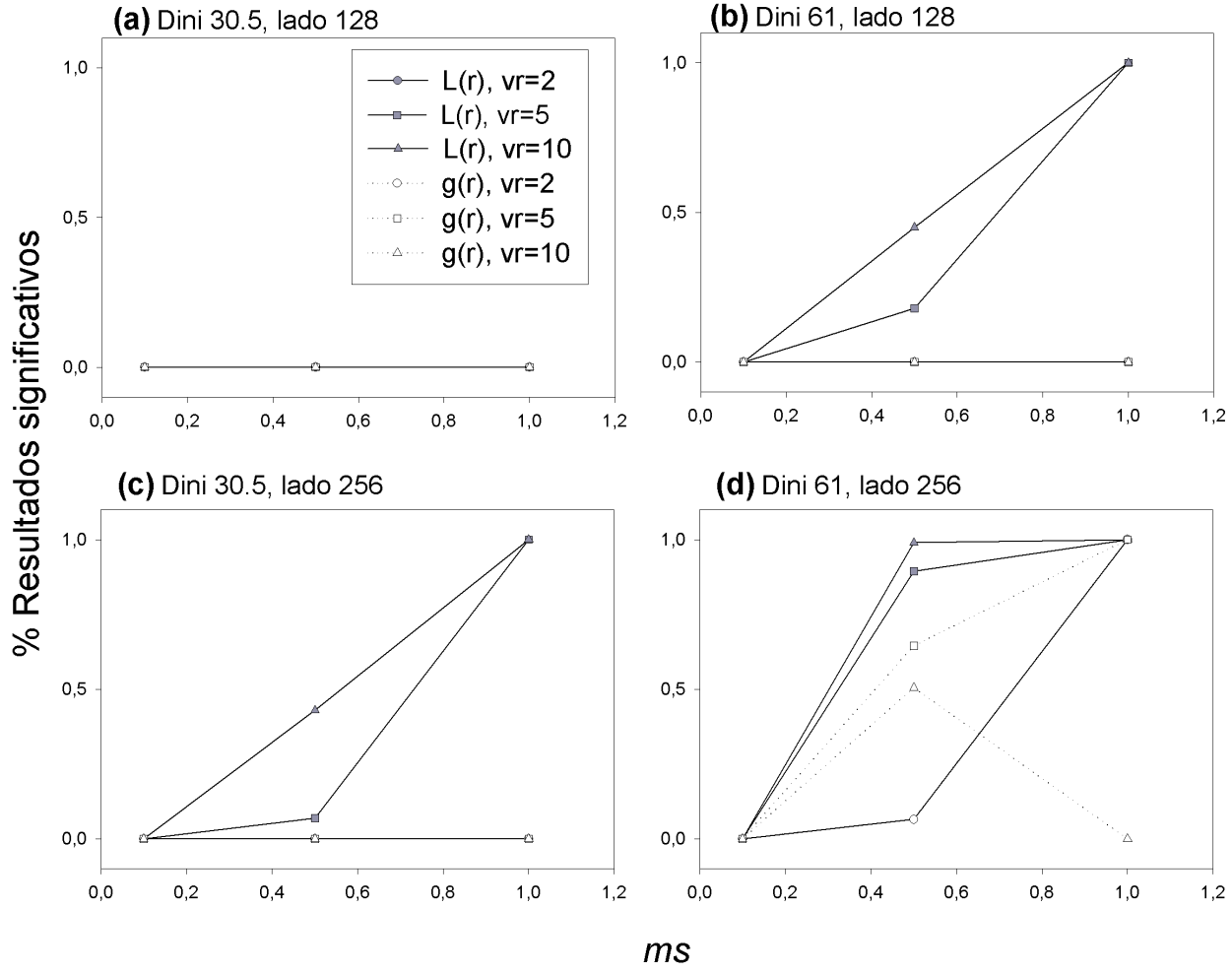


Figura 3. Porcentaje de resultados significativos para la detección de un patrón regular cuando los individuos se dispersan a partir de una planta madre (Experimento 2). Para detectar el patrón espacial se usaron las funciones L(r) de Ripley y la densidad de pares g(r). Los factores usados en la simulación fueron: la tasa de mortalidad (ms), la densidad inicial (dini), el tamaño del área simulada (lado) y el radio del vecindario de competencia (vr)

Es un resultado esperable que *ms* sea la variable más importante porque determina si el patrón es difuso o marcado; esto vale para ambas funciones. En el caso de *vr* se puede suponer que a valores bajos se acerca a la precisión adoptada para las funciones, que es de 1 metro, por lo tanto eso

disminuye la capacidad de detección de éstas.

Los resultados para *g(r)* fueron similares, la regresión fue significativa y todas las variables incluidas fueron significativas. La variable más importante fue *ms*, pero la segunda más importante fue la extensión del área de muestreo (*lado*). Este es un resultado inesperado porque el tamaño del área simulada en el peor caso es 5 veces mayor que la escala del proceso, sin embargo la similitud de estas dos escalas no parece ser la causa de la significación de *lado* porque, en ese caso, deberíamos observar el efecto mayor cuando *vr es mayor y no es así* (compárense las Figuras 2 a y b con las c y d).

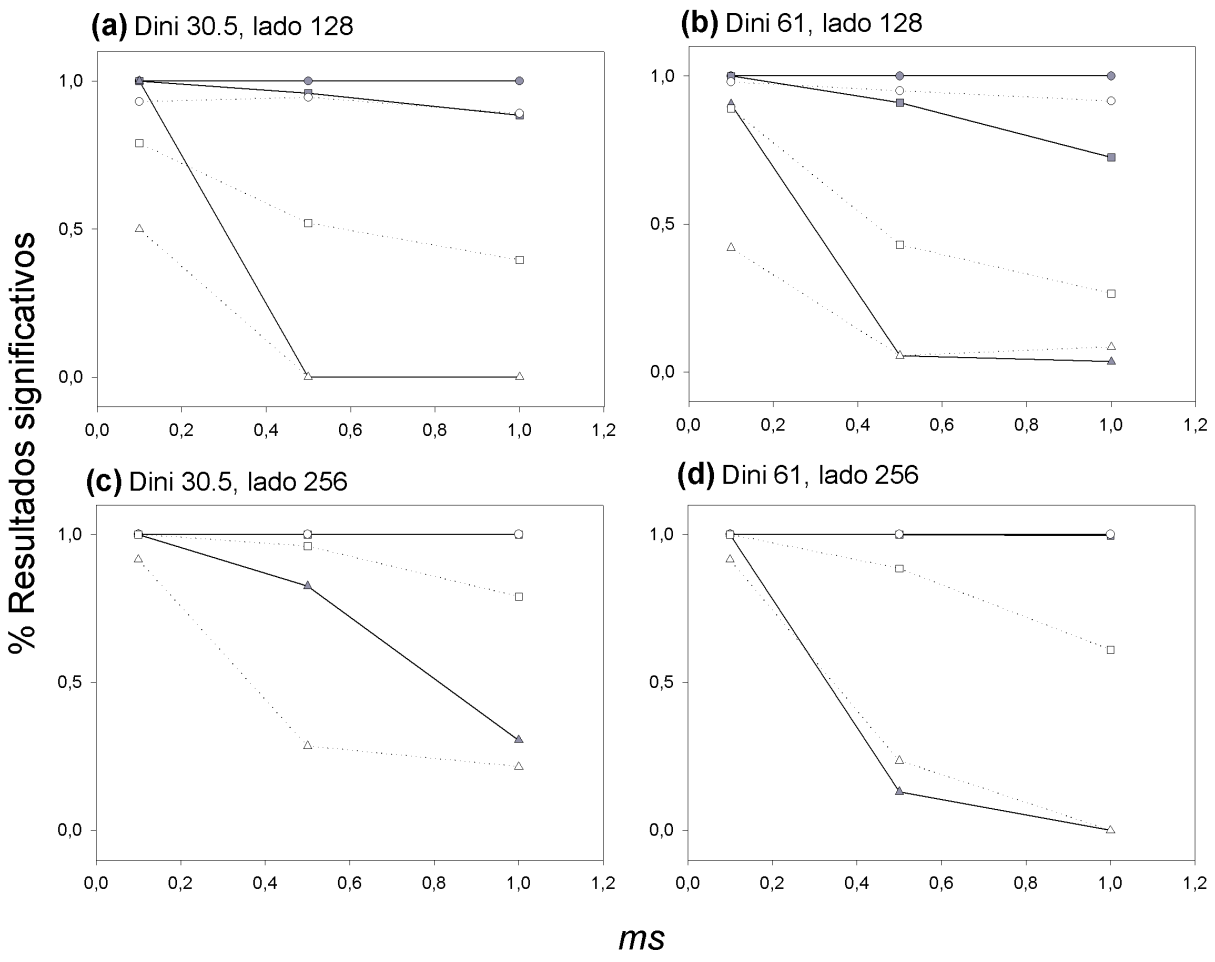


Figura 4. Porcentaje de resultados significativos para la detección de un patrón espacial agregado generado por un proceso de dispersión con distancia media de 10 metros. Para detectar el patrón espacial se usaron las funciones L(r) de Ripley y la densidad de pares g(r). Los factores usados en la simulación fueron: la tasa de mortalidad (ms), la densidad inicial (dini), el tamaño del área simulada (lado) y el radio del vecindario de competencia (vr) . L(r), vr=2; L(r), vr=5; L(r), vr=10; g(r), vr=2; g(r), vr=5; g(r), vr=10.

Las dos funciones tienen generalmente un porcentaje de detección más alto cuando *ms* es mayor, excepto para *g(r)* cuando *vr*=10 , *dini*=61 y *lado*=128, en esta combinación el porcentaje de detección es nulo para la mortalidad mayor, esto evidencia el comportamiento a veces errático de la función *g(r)*. En general cuanto mayor radio del vecindario (*vr*) mayor es la detección. Hay una excepción para *g(r)* en la cual la detección mayor es para el *vr* intermedio y para los otros valores es nula (figura 2a). Para ambas funciones la mayor detección se produce cuando los valores de *dini* y *lado* son mayores.

En el segundo experimento el porcentaje global para la detección del patrón regular fue mayor para *L(r)* (28%) que para *g(r)* (9%)(Chi^2 = 22.70, df = 1, p= 1.9e-06), estos valores son muy inferiores a los obtenidos en el experimento 1. En todos los factores y niveles los porcentajes para *L(r)* son mayores o iguales que los de *g(r)* (Figura 3). Para la densidad (*dini*) y tamaño del área menores (*lado*), la detección del patrón regular fue cero para ambas funciones; para la función *g(r)* la detección fue cero en todos los casos excepto para la *dini* y *lado* mayores.

Las regresiones logísticas para *L(r)* y *g(r)* fueron ambas significativas (Tabla 1). En el caso de *L(r)* todas las variables fueron significativas para la detección del patrón espacial regular. Las más importantes fueron *ms* y *dini*, pero todas las variables tienen un estadístico de Wald similar y, por lo tanto, similar importancia. Para la función *g(r)*, solamente las variables *ms* y *vr* fueron significativas y la primera es la más importante.

En resumen, para los dos experimentos la variable más importante fue siempre *ms*, es decir que la intensidad del proceso de competencia determina la capacidad de detectarlo. Con respecto a las variables que puede manejar el investigador en un caso real, siempre el aumento del área muestreada mejoró la detección del patrón.

El porcentaje total de detección del patrón regular para el experimento 2 (18%) fue mucho menor que para el experimento 1 (52%)(Chi^2= 95.5794, df = 1, p < 2e-16), esto indica la importancia de la interacción de procesos al detectar un patrón espacial.

La detección del patrón de dispersión mediante *L(r)* (80%) fue mayor que la detectada por *g(r)* (66%)(Chi^2 = 9.2466, df =1, p= 0.0024). La detección del patrón agregado fue mayor cuando la mortalidad (*ms*) fue menor, esto es a la inversa de lo que sucede con el patrón regular. A medida que las escalas de ambos procesos se acercan, es decir cuando aumenta *vr*, hay una menor detección del patrón agregado (Figura 4). Esto coincide con otros estudios que encontraron que cuando un proceso de interacción y otro de dispersión ocurren una escala similar se producen patrones aleatorios (Molofsky et al. 2002).

*Tabla 2. Regresión logística sin interacción, para la detección de la escala de agregación producida en un patrón espacial simulado por un proceso de dispersión, los individuos se dispersaron a partir de otro individuo siguiendo una distribución exponencial con una media de 10 metros. Esta es la segunda escala detectada en el experimento 2 (ver texto). Las variables independiente incluidas en el modelo fueron: densidad inicial (dini), radio del vecindario (vr), lado del área cuadrada de simulación (lado) y la tasa de mortalidad (ms). El número de patrones espaciales simulados en total fue 7200. G, test estadístico global de verosimilitud; W, estadístico de Wald; *** Indica un resultado significativo con p <0.0005.*

	L(r)		*g(r)*	
G	6263.98***		2717.97***	
	W	Odds Ratio	W	Odds Ratio
dini	160.47	0.95 ***	12.93	0.99 ***
vr	910.12	0.25 ***	1726.99	0.53 ***
lado	287.86	1.02 ***	583.97	1.02 ***
ms	716.24	0.0005 ***	831.69	0.032 ***

La regresión logística fue significativa para *L(r)* y *g(r)*. En ambos casos todas las variables fueron significativas y la más importante fue *vr* seguida por *ms* (Tabla 2). En general para ambos experimentos las cuatro variables fueron importantes, siendo la intensidad del proceso de competencia muy importante aún en la detección del proceso de dispersión pero de forma inversa.

La detección del patrón agregado producido por la dispersión utilizando cualquiera de las funciones (73%) fue más exitoso que la detección del patrón producido por competencia en cualquiera de los dos experimentos (55% y 18% respectivamente, $p<0.0001$), esto en parte es debido a que para el patrón regular la escala era fija y para el patrón de dispersión era variable.

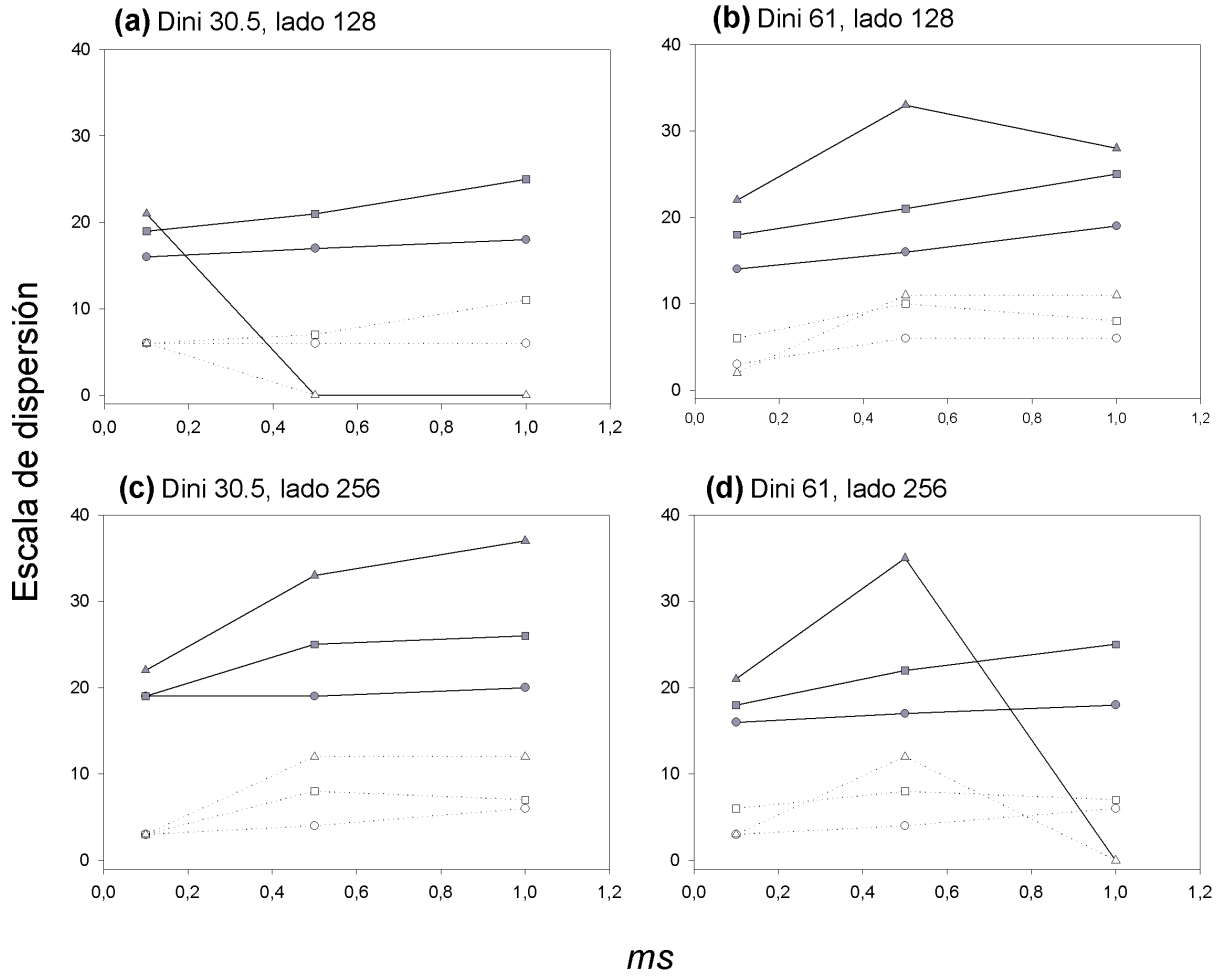


Figura 5. Porcentaje de resultados significativos para la detección de un patrón espacial agregado generado por un proceso de dispersión con distancia media de 10 metros. Para detectar el patrón espacial se usaron las funciones L(r) de Ripley y la densidad de pares g(r). Los factores usados en la simulación fueron: la tasa de mortalidad (ms), la densidad inicial (dini), el tamaño del área simulada (lado) y el radio del vecindario de competencia (vr) . L(r), vr=2; L(r), vr=5; L(r), vr=10; g(r), vr=2; g(r), vr=5; g(r), vr=10.

Las distancias detectadas como escala del patrón agregado fueron mayores para *L(r)* que para *g(r)*, este es un resultado esperado a partir de la definición de las funciones y del criterio que se tomó

para detectarlas (Figura 5). La escala detectada por la función *g(r)* tiene como máximo aproximado a la media de la distancia media de dispersión (*dmd*), en cambio las escalas detectadas por la función *L(r)* rondan el doble de la *ddm*. La densidad inicial y el área muestreada parecen no tener influencia en las escalas detectadas, pero la tasa de mortalidad (*ms)* y el radio del vecindario de competencia (*vr*) producen ambos un aumento en la escala; para confirmar estas hipótesis se realizaron regresiones lineales múltiples con la escala de dispersión como variable independiente y las cuatro variables de las simulaciones como dependientes, se eliminaron los casos donde la detección fue nula. Estas regresiones fueron significativas para las escalas detectada mediante la función *L(r)* (F=26.12; df=4,28; p=4.3e-09; R^2=0.76) y para las detectadas mediante *g(r)* (F=7.591; df=4,28; p=0.0003; R^2=0.45). Solamente las variables *ms* y *vr* fueron significativas en ambas regresiones.

Discusión

La necesidad de predecir y entender la conexión entre procesos y patrón espacial se ha identificado como uno de los grandes desafíos de las ciencias ambientales (Gardner & Urban 2007), este desafío ha sido calificado como “la piedra Rosetta de la ecología” (Keitt & Urban 2005), es decir que superando esta dificultad se podría generar un gran avance en el conocimiento de la ecología.

En la gran mayoría de los casos probados en este capítulo la función *L(r)* de Ripley supera a la función *g(r)* para la detección del patrón espacial regular y agregado. Sin embargo se sugirió que la función *L(r)* confunde los efectos a distancias grandes con los efectos a distancias menores y por lo tanto no es capaz de detectar un patrón agregado en presencia de un patrón regular a menor distancia, en contraposición la función *g(r)* no presentaría este comportamiento (Condit et al. 2000; Schurr et al. 2004; Wiegand & Moloney 2004). Los patrones de esta clase son comunes en bosques por la superposición de los procesos de competencia, patógenos y herbívoros que pueden producir

un patrón regular (Fajardo & McIntire 2007; Getzin et al. 2006; Packer & Clay 2000; Fangliang et al. 1997), con los procesos de dispersión y heterogeneidad ambiental que producen un patrón agregado (Nathan & Muller-Landau 2000; Seidler & Plotkin 2006). En las simulaciones se observó que en la presencia de ambos procesos había una gran reducción en la detección del patrón regular. Esto se produjo a densidades más bajas y con el área de simulada menor, cuando la escala del patrón regular era menor y sobre todo para la función *g(r)*.

La detección del patrón agregado a distancias más grandes fue mayor que la del patrón regular, esto sugiere que la presencia del patrón a una escala menor no afectó a ninguna de las dos funciones contradiciendo lo sugerido en la bibliografía. En resumen la función *L(r)* resultó más potente para detectar el patrón y no sólo para la confirmación de modelos nulos (Wiegand & Moloney 2004).

El efecto que sí se observó es que el valor de la escala del proceso de agregación detectada aumenta al aumentar la intensidad y escala del proceso que opera a distancias menores; además la escala detectada por la función *L(r)* es aproximadamente el doble de la que indica *g(r) y* esta última coincide aproximadamente con la distancia medida de dispersión. Esto indica que la mejor forma de encontrar estas escalas es utilizando como modelo nulo simulaciones que incluyan en sus parámetros las escalas de los procesos para generar patrones espaciales contrastables y no el modelo nulo de aleatoriedad completa.

En ecología del paisaje la densidad del fenómeno de interés (también llamada intensidad de patrón o proporción de hábitat) es la variable más importante para predecir el patrón, por eso sólo se deben hacer comparaciones manteniendo la densidad constante (Gardner & Urban 2007). En estas simulaciones se observó un efecto muy importante de la densidad, aunque no se simularon densidades tan altas como para ver si existe un efecto análogo a la percolación. Esto significaría que a partir de cierto valor crítico de la densidad no se puede distinguir un patrón aleatorio de un patrón con una estructura dada, pero al estudiar un patrón de distribución de individuos, el parámetro crítico se transforma en una distancia. Para ver la escala de percolación se estudia la

distancia entre individuos a la cual todos están conectados, es decir que en esta distancia se forma una sola agrupación o parche que ocupa toda el área muestreada (Plotkin et al. 2002). Probablemente en las escalas en las cuales se produce este efecto sería muy difícil detectar diferencias con un patrón aleatorio; esto sugiere la importancia de realizar estudios adicionales para verificar esta hipótesis.

Cuando las escalas de los procesos de competencia y de dispersión se asemejan es posible que se produzcan patrones aleatorios aún cuando estos procesos tengan una gran intensidad (Molofsky et al. 2002), en ese caso no se podría detectar ningún patrón. Este efecto se observó principalmente para la función *g(r)* para las intensidades mas altas del proceso de competencia (*ms* >= 0.5) y cuando el tamaño del área simulada era menor.

Las recomendaciones que surgen de los resultados son:

1) Que el área muestreada sea 10 veces más grande que la escala del proceso que actúa a distancias mayores.

2) Que se utilice la función *L(r)* para detectar las escalas y que la función *g(r)* se continúe utilizando como una ayuda para interpretar los resultados (Pélissier 1998).

3) Que se utilice el modelo nulo de aleatoriedad completa sólo para la fase exploratoria de la investigación, a continuación se deberían aplicar distintos modelos nulos basados en múltiples hipótesis para luego decidir cuales son compatibles con los datos (McIntire & Fajardo 2009).

Esta metodología permitiría desenmarañar la conexión entre los procesos y los patrones. Para este objetivo es ideal la aplicación de autómatas celulares ya que permiten la incorporación de distintos procesos espaciales dentro de un marco con significancia biológica. Esta aproximación se relaciona con la metodología de modelado orientado al patrón (Grimm et al. 2005; Kramer-Schadt et al. 2007) que propone la utilización de modelos de abajo hacia arriba (bottom-up) para la formulación

de las teorías competentes a una cuestión biológica. La utilización de autómatas celulares y estas metodologías podría modificar la noción centrada en las ciencias físicas de que la teorías científicas pueden reducirse a un conjunto de ecuaciones analíticas, para pasar a ser una noción basada en conjuntos de mecanismos conceptuales simples, es decir una aproximación algorítmica más que analítica.

Bibliografía

Addicott, J.F. et al., 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos*, 49, 340-346.

Antonovics, J. & Levin, D.A., 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 11, 411-452.

Barot, S., Gignoux, J. & Menaut, J.C., 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 80(6), 1987-2005.

Besag, J.E., 1977. Comments on Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 39, 193-195.

Besag, J.E. & Diggle, P.J., 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 26, 327-333.

Condit, R. et al., 2000. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. *Science*, 288(5470), 1414-1418.

Connell, J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In P. J. den Boer & G. R. Gradwell, eds. *Dynamics of Populations*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, pp. 298-312.

Corrêa da Silva, E. et al., 2008. Diagnosis of solitary lung nodules using the local form of Ripley's K function applied to three-dimensional CT data. *Computer methods and programs in biomedicine*, 90(3), 230-239.

Dale, M.R.T. & Mah, M., 1999. The use of wavelets for spatial pattern analysis in ecology. *Journal of Vegetation Science*, 9, 805-814.

Dalling, J.W., Hubbell, S.P. & Silvera, K., 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*, (86), 674-689.

Debski, I. et al., 2002. Habitat preferences of Aporosa in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence. *Ecology*, 83, 2005-2018.

Fajardo, A. & McIntire, E.J.B., 2007. Distinguishing Microsite and Competition Processes in Tree Growth Dynamics: An A Priori Spatial Modeling Approach. *The American Naturalist*, 169(5), 647-661.

Fangliang, H., Legendre, P. & LaFrankie, J.V., 1997. Distribution Patterns of Tree Species in a Malaysian Tropical Rain Forest. *Journal of Vegetation Science*, 8(1), 105-114.

Gardner, R.H. & Urban, D., 2007. Neutral models for testing landscape hypotheses. *Landscape Ecology*, 22(1), 15-29.

Getzin, S. et al., 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, 29(5), 671-682.

Grimm, V. et al., 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*, 310(5750), 987-991.

Haase, P., 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods off edge correction. *Journal of Vegetation Science*, 6, 575-582.

Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*, London: Academic Press.

Hassell, M.P., Comins, H.N. & May, R.M., 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353, 255-258.

Hubbell, S.P., 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203, 1299-1309.

Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501-528.

Keitt, T.H. & Urban, D.L., 2005. Scale-specific inference using wavelets. *Ecology*, 86(9), 2497-2504.

Kenkel, N.C., 1988. Pattern of self thining in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69(4), 1017-1024.

Klausmeier, C.A., 1999. Regular and Irregular Patterns in Semiarid Vegetation. *Science*, 284, 1826-1828.

Kleinbaum, D.G., 1994. *Logistic regression: A self-learning text*, New York: Springer-Verlag.

Kramer-Schadt, S. et al., 2007. Patterns for parameters in simulation models. *Ecological Modelling*, 204(3-4), 553-556.

Legendre, P. & Fortin, M., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.

Levin, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.

Martinez, V.J., 2000. Is The Universe Fractal? *Science*, 284, 445-446.

McIntire, E.J.B. & Fajardo, A., 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90(1), 46-56.

Moeur, M., 1993. Characterizing spatial pattern of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 39(4), 756-775.

Molofsky, J. et al., 2002. Negative frequency dependence and the importance of spatial scale. *Ecology*, 83(1), 21-27.

Molofsky, J. et al., 1999. Local Frequency Dependence and Global Coexistence. *Theoretical Population Biology*, 55(3), 270-282.

Mugglestone, M.A. & Renshaw, E., 1996. A practical guide to the spectral analysis of spatial point processes. *Computational Statistics & Data Analysis*, 21, 43-65.

Nathan, R. & Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 278-285.

Okubo, A., 1980. *Diffusion and ecological problems: mathematical models*, New York: Springer-Verlag.

Okubo, A. & Levin, S.A., 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology*, 70(2), 329-338.

de Oliveira Martins, L. et al., 2007. Classification of Breast Masses in Mammogram Images Using Ripley's K Function and Support Vector Machine. In *Machine Learning and Data Mining in Pattern Recognition*. pp. 784-794. Available at: http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-73499-4_59 [Accessed June 24, 2009].

Pacala, S.W. & Silander, J.A., 1990. Field test of neighborhood population dynamic models of two annual weed species. *Ecological Monographs*, 60(1), 113-134.

Pacala, S.W., 1993. Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 1980-1988.

Pacala, S.W. et al., 1996. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, 66, 1-43.

Packer, A. & Clay, K., 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 404(6775), 278-281.

Pélissier, R., 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 1-16.

Perry, J.N. et al., 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, 25, 578-600.

Peterson, C.J. & Squiers, E.R., 1995. An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen-white-pine forest. *Journal of Ecology*, 83, 847-855.

Plotkin, J.B., Chave, J. & Ashton, P.S., 2002. Cluster Analysis of Spatial Patterns in Malaysian Tree Species. *American Naturalist*, 160(5), 629-644.

Plotnick, R.E. et al., 1996. Lacunarity analysis: a general technique for the analysis of spatial patterns. *Physical Review E*, 53, 5461-5468.

Renshaw, E. & Ford, E.D., 1983. The interpretation of process from pattern using two-dimensional spectral analysis: methods and problems of interpretation. *Applied Statistics*, 32(1), 51-63.

Ripley, B.D., 1977. Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society B*, 39, 172-212.

Rossi, R.E. et al., 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*, 62(2), 277-314.

Schurr, F.M. et al., 2004. Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: a priori predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology*, 173(2), 271-282.

Seidler, T.G. & Plotkin, J.B., 2006. Seed Dispersal and Spatial Pattern in Tropical Trees. *PLoS Biol*, 4(11), e344.

Stein, M.L., Quashnock, J.M. & Loh, J.M., 2000. Estimating the K function of a point process with an application to cosmology. *The Annals of Statistics*, 28(6), 1503-1532.

Sterner, R.W., Ribic, C.A. & Schatz, G.E., 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, 74, 621-633.

Stoyan, D., Kendall, W.S. & Mecke, J., 1987. *Stochastic geometry and its applications*, New-York: Wiley.

Turner, M.G., 2005. Landscape Ecology: What Is the State of the Science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 319-344.

Wang, B.C. & Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 379-386.

Watt, A.S., 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1-22.

Wiegand, T. & Moloney, K.A., 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104(2), 209-229.

CAPITULO 3

La importancia de la dinámica transitoria

Introducción

La comprensión de que la dimensión espacial puede ser la clave para entender muchos fenómenos ecológicos ha abierto un nuevo mundo de problemas y cuestiones para los biólogos. Una de las familias más populares de modelos espaciales son las grillas de mapas acoplados (CML por su sigla en ingles). En tales modelos hay una cierta cantidad de sitios acoplados, que cambian en respuesta a factores locales siguiendo una ecuación discreta. Estos cambios se producen en todos los sitios al mismo tiempo y luego ocurre la migración entre ellos.

Los CMLs tienen un considerable rango de comportamiento dinámicos diferentes, desde ciclos simples a ondas en espiral y estructuras cristalinas (Hassell et al. 1991; Kaneko 1998). Una de las características más llamativas y que tiene potencial interés biológico en estos modelos, es la producción de comportamientos transitorios muy extendidos con cambios cualitativos en la dinámica, que han sido llamados “supertrasientes” (Crutchfield & Kaneko 1988; Hastings & Higgins 1994; Ruxton & Doebeli 1996).

La ecología teórica tradicionalmente ha puesto mayor énfasis en la dinámica a largo plazo, también llamada dinámica asintótica, que representa el atractor final del sistema. Pero la observación de estos supertrasientes sugiere que en algunos casos el comportamiento transitorio puede tener mucha más relevancia ecológica que un atractor que recién se alcanza después de 10000 generaciones bajo condiciones constantes.

El tiempo transitorio antes de aproximarse al atractor usualmente aumenta, en sistemas espaciales,

de manera exponencial (o aún más rápido) con el número de sitios considerados (Kaneko 1995). Otra característica importante de los supertrasientes es que pueden mantenerse en un tipo de comportamiento por cientos o aún miles de generaciones antes de cambiar a otro comportamiento de forma abrupta, aún en la ausencia de un cambio exterior.

Si este es un buen modelo para los sistemas ecológicos reales, entonces cuando se manifiesta un cambio importante y abrupto en el comportamiento del sistema (por ejemplo una extinción local), éste puede ser el resultado de la dinámica intrínseca del sistema, más que la respuesta a un cambio en el ambiente.

Dado la potencial trascendencia ecológica que estos fenómenos pueden tener es necesario analizarlos más allá de el rango limitado de suposiciones y modelos en los que han sido investigados hasta ahora. En este capítulo se explora la ocurrencia de estos fenómenos relajando una suposición implícita de los modelos previamente analizados: la de la sincronía de los eventos.

Descripción del modelo

Se utilizó un modelo similar al estudiado por Hastings y Higgins (1994). En este modelo el espacio está representado por un arreglo lineal de fragmentos de hábitat, tales como bahías a lo largo de una costa o plantaciones en un valle angosto. Para simplificar el modelos estos hábitats se asumen iguales y separados por la misma distancia. Cada fragmento sostiene una población local de una misma especie, las poblaciones locales están conectadas a otras poblaciones mediante la dispersión entre los fragmentos que se encuentran cercanos. Las poblaciones locales tienen generaciones discretas con fases separadas de reproducción y dispersión. Se asume que los individuos dispersores son juveniles o larvas y que sólo los adultos se reproducen. Este tipo de modelos puede ser utilizado para representar la dinámica de cochinillas (Greathead 1997), plantas anuales sin banco de semillas (Silvertown & Lovett Doust 1993), crecimiento y competencia en monocultivos (Hendry et al.

1996), algunas especies marinas con larvas pelágicas (Hastings & Higgins 1994), sincronización de la reproducción de especies leñosas (Satake & Iwasa 2002) y también para aproximar modelos espaciales basados en el individuo (Brännström & Sumpter 2005).

Es usual en esta clase de modelos asumir que los individuos en todas las poblaciones se reproducen y luego se dispersan de forma sincronizada (Hassell et al. 1995). Esta suposición de sincronía en todo el rango espacial del sistema podría ser válida, por ejemplo, para ciertas especies de algas y corales (Clifton 1997; Kenyon 1995) donde existen fuertes factores globales y estacionales a los cuales responden los individuos. En poblaciones naturales las condiciones ambientales pueden ser diferentes para cada fragmento de hábitat y estas pueden modificar el momento de reproducción y dispersión. Estos también pueden ser modificados por disturbios localizados o por eventos demográficos estocásticos.

Se buscó generalizar estos modelos explorando las consecuencias de relajar la suposición de la sincronía total en el dominio espacial de la metapoblación, pero se mantuvo esta suposición de sincronía dentro de cada población local, lo cual es más plausible dado que el área ocupada y el tamaño de cada población local es menor.

Para este objetivo se dividió cada generación en un numero discreto de períodos de tiempo y se permitió a una fracción de las poblaciones que se dispersen y/o reproduzcan en cada período.

Se asumió que cada generación esta subdividida en P períodos. En cada uno, una proporción pD_k de las subpoblaciónes experimenta dispersión y una proporción pR_k experimenta reproducción, con $k=1,2,...,P$. Cada población puede reproducirse o dispersarse solamente una vez durante una generación y si ambos eventos ocurren en el mismo período, el evento de reproducción siempre se evalúa primero. Por ejemplo, si se define: P=2 y pD_1=0, pD_2=1, pR_1=1, pR_2=0, se recupera el comportamiento sincronizado global donde todas las poblaciones primero se reproducen y luego se dispersan.

Se desarrollaron dos formas de elegir cuales poblaciones se reproducen o dispersan en un período en particular:

- *Asincronía al azar*: Al comienzo de cada generación se elije al azar período para cada evento en cada sitio, siempre sujeto a la restricción de que primero debe ocurrir la reproducción local.
- *Asincronía fija*: El período de cada evento es obtenido al azar para cada sitio como en el caso anterior, pero al principio de la simulación y luego queda fijo para todas las generaciones.

El esquema fijo permite mantener la naturaleza determinística del modelo original pero relaja la suposición de sincronía espacial, de esta manera se pueden separar los efectos de agregar asincronía espacial y variación espacio-temporal al modelo.

El tamaño de la *i*esima población al comienzo de una generación *t* dada es denotada como: $N_t[i]$, donde *i* va desde 1 a *S*, siendo *S* el número total de habitats. Para modelar la reproducción denso-dependiente usamos la ecuación de diferencias de Maynard Smith y Slatkin (1973). La producción de individuos inmaduros o larvas (*L*) en cada parche está dada por:

$$L_{t+1}[i]=N_t[i]f(N_t[i])=\frac{\lambda N_t[i]}{1+(a(N_t[i]+L_t))^b}$$

El parámetro λ es la tasa intrínseca de crecimiento en ausencia de efectos competitivos, *a* es la inversa de la capacidad de carga del ambiente y *b* describe la intensidad y forma de la competencia (Bellows 1981; Doebeli 1995).

El término L_t representa las larvas dispersadas desde los sitios donde ya ocurrieron los eventos de reproducción y dispersión. Estos actúan reforzando la competencia experimentada por los residentes reproductivos, pero como son inmaduros no se agregan a la población reproductiva. Por lo tanto el término del numerador se mantiene como la población local al comienzo de la generación y el

denominador es la suma de los dos estadíos. Esta forma de competencia entre adultos y estadíos inmaduros es común en cochinillas (Gullan 1997). Se tomó este forma para el modelo porque es una de las maneras más simples en que la asincronía de los eventos afecta la demografía de la población.

De la misma forma que en trabajos anteriores (Hastings & Higgins 1994; Ruxton & Doebeli 1996), se asumió que la dispersión es denso-independiente y que la proporción de la población en el parche *i* que se mueve al parche *j* está dada por una distribución Gaussiana:

$$p(i,j)=\sqrt{\frac{d}{\pi}}\ e^{-d(i-j)^2}$$

El valor de *p(i,j)* cuando *i=j* determina la fracción de cada población que permanece en en el parche *i*. Cuando la distancia entre dos parches se incrementa la proporción de la población que migra disminuye de forma exponencial. La tasa de esta disminución exponencial esta controlada por el parámetro *d*: cuando es menor, más amplia es la distribución espacial de los individuos que migran. Por lo tanto la población de adultos en la próxima generación está dada por:

$$N_{t+1}[i]=\sum_{j=1}^{S} p(i,j)\,L_t[j]$$

Ademas se asumieron condiciones de borde disipativas, por lo que la fracción de individuos que se dispersan mas allá de los bordes del sistema se pierde.

Se han observado trasientes muy extendidos en sistemas con condiciones de borde periódicas (Kaneko 1990), pero estas son equivalentes a un hábitat infinito, lo cual no es una suposición muy realista en un mundo altamente fragmentado.

En este capítulo exploraremos las consecuencias de quebrar la suposición de asincronía espacial completa y como estas consecuencias pueden relacionarse con el grado de asincronía.

Resultados

Se observó el mismo comportamiento ya reportado (Hastings & Higgins 1994; Ruxton & Doebeli 1996), trasientes muy extensos en el tiempo con cambios bruscos en la forma de la dinámica que

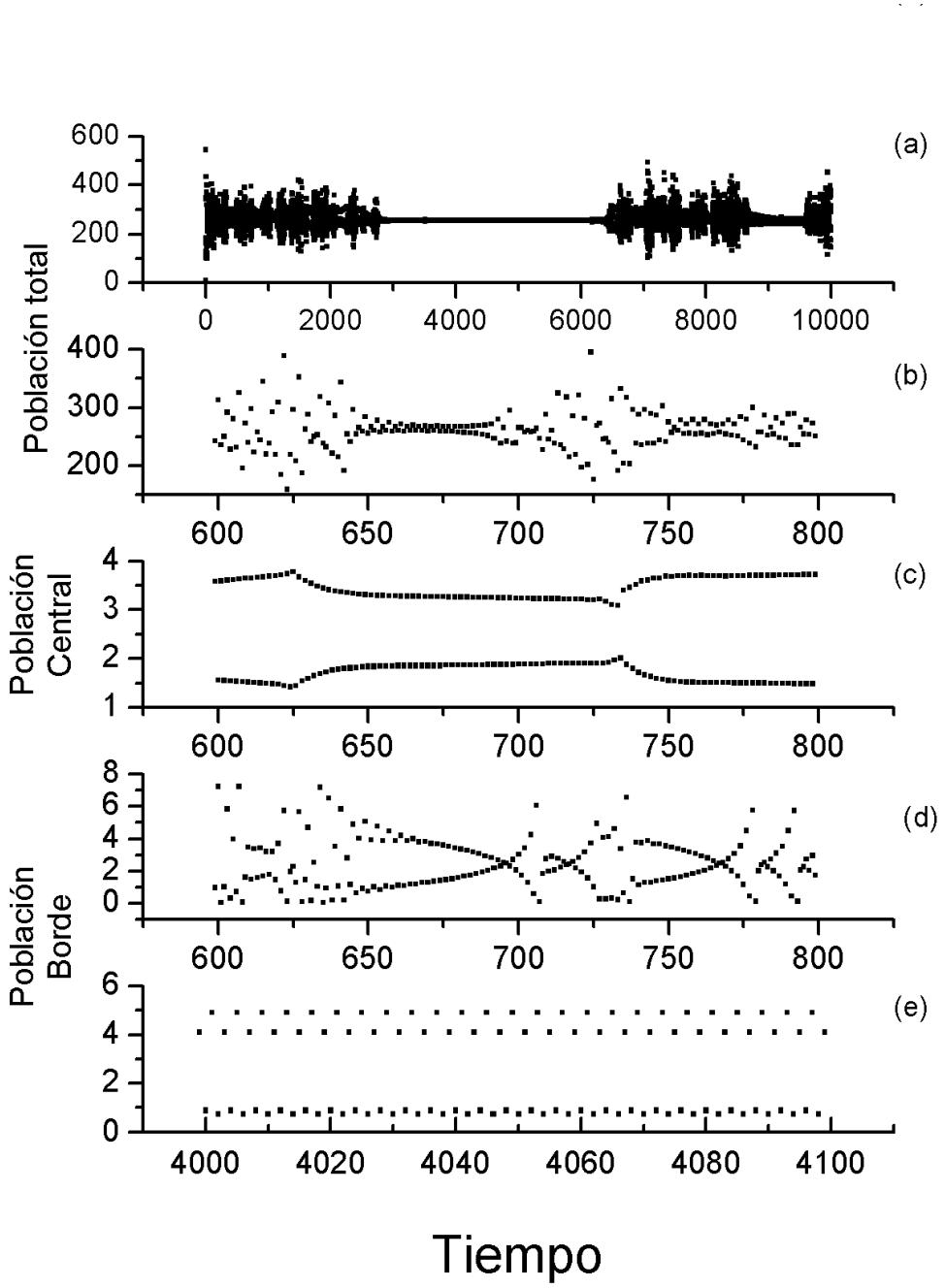


Figura 1. Simulación de un sistema con 100 parches de hábitat. Cada parche es inicializado con un valor de población entre 0 y 1/a. Los parámetros utilizados fueron: a=1, b=3.9, λ=15, d=0.045, pD={0,1}, pR={1,0} y la unidad de tiempo es una generación. ***(a)*** *La suma de las poblaciones del sistema, en esta escala temporal se observan largos trasientes con cambios bruscos en la dinámica.* ***(b)*** *Lo mismo que en (a) pero en una escala temporal más corta donde se notan zonas con distintos comportamientos.* ***(c)*** *Una población individual cerca del centro del sistema.* ***(d)*** *Una población individual cerca del borde.* ***(e)*** *Lo mismo que (d) pero en la zona de dinámica simple.*

separan períodos de miles de generaciones durante los cuales la dinámica parece estable (Figura 1a). Este comportamiento es fuertemente dependiente de las condiciones iniciales y es estructuralmente inestable, dado que pequeñas modificaciones en los parámetros producen distintos tipos de dinámicas (Ruxton & Doebeli 1996). Para el ejemplo en particular de la figura 1a, pequeñas perturbaciones a las condiciones iniciales producen un trasiente inicial corto seguido de una dinámica cíclica relativamente simple; aunque en algunos caso se observa una dinámica compleja y trasiente pero sin los cambios bruscos en la forma de la dinámica.

Al observar la dinámica de la población total a largo plazo de la figura 1a parece haber largos periodos sin cambios en la dinámica, pero no es así. Si analizamos en una escala temporal más similar a las series temporales de campo a largo plazo (Royama 1992), esto es aproximadamente 200 generaciones, se puede observar un patrón semejante a la serie completa: cambios abruptos en el comportamiento (Figura 1b). A estos se los denominó mesotrasientes y pueden ser más relevantes para la ecología que los supertrasientes porque se puede observar cambios cualitativos en la dinámica en una escala temporal más susceptible de realizar experimentos o muestreos de campo. Más adelante se mostrará que estos mesotrasientes son ademas un fenómeno mucho más común en este tipo de modelos que los supertrasientes tal como se muestran en la figura 1a.

En la zona de la dinámica compleja (Por ejemplo en las primeras 2800 generaciones de la figura 1a), existen diferencias entre los comportamiento de las poblaciones individuales y también hay diferencias de ambas poblaciones con respecto ala población total (Figura 1b). Las poblaciones cercanas a los bordes del arreglo de hábitats (Figura 1d) tienen una dinámica más compleja que las centrales; estas tienen la mayor parte del tiempo una dinámica aproximadamente cíclica con período dos (Figura 1c). En contraste, en la zona de dinámica simple para la población global (Por ejemplo entre las generaciones 3000 y 6000 de la figura 1a), las poblaciones centrales y borde tienen ambas una dinámica cíclica similar (Figura 1e). Esta observación puede tener implicaciones prácticas importantes para el monitoreo de poblaciones, dado que sugiere que las fluctuaciones a una escala

dada pueden ser una muy pobre indicación de lo que sucede a una escala menor, las fluctuaciones pueden tener distintas características cualitativas.

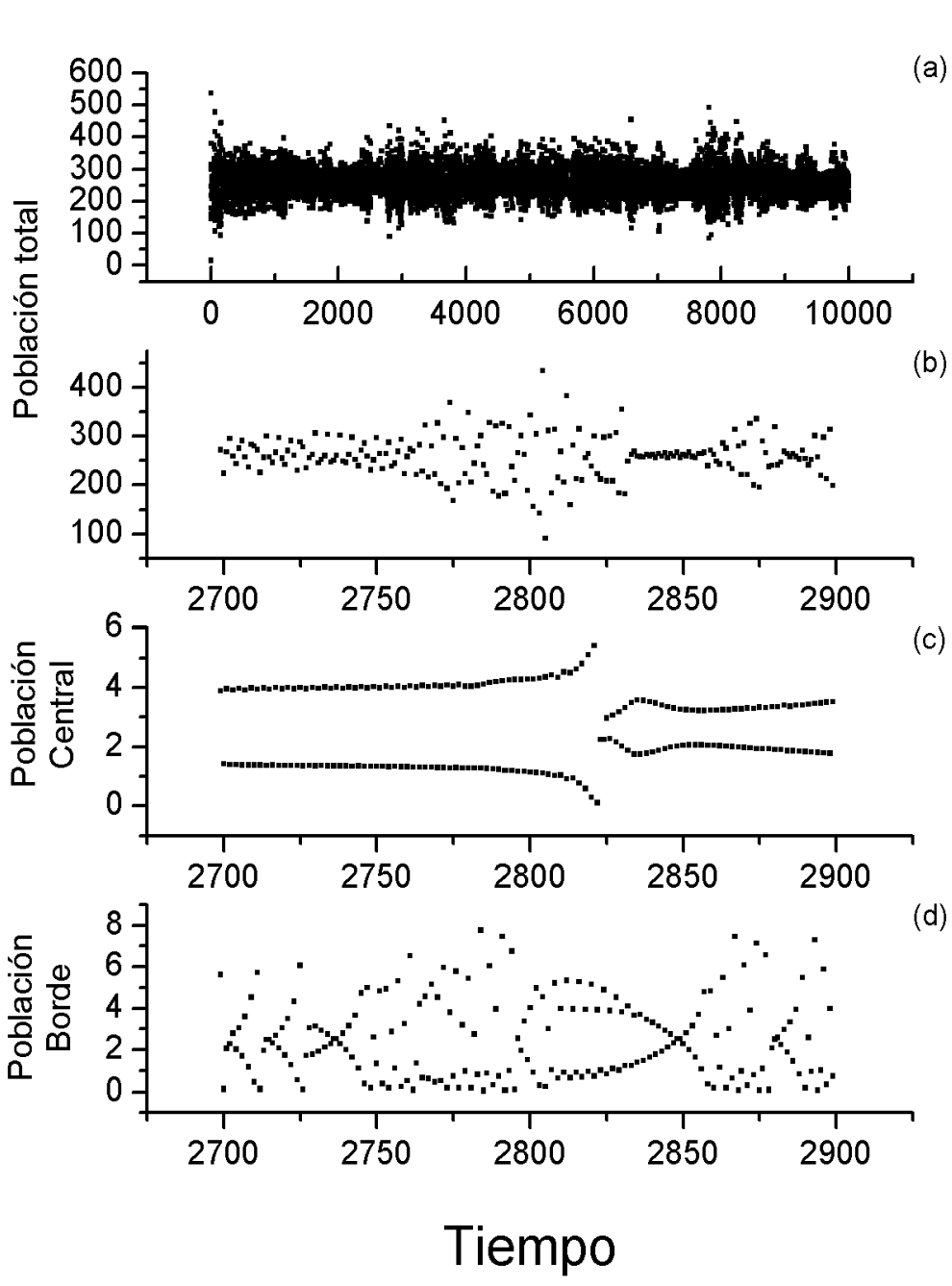


Figura 2. Una simulación utilizando los mismos parámetros de la figura 1, pero en vez de utilizar la actualización sincrónica completa, se utilizó el esquema de sincronía fija con los siguientes parámetros: pD={0.0, 0.1, 0.9} y pR={0.9, 0.1, 0.0}

Usando los mismos parámetros y las mismas condiciones iniciales, se simuló el sistema con asincronía fija, asumiendo un esquema simple para la estacionalidad de los eventos reproductivos y

de dispersión. Se dividió el tiempo de la generación en tres períodos; en el primero el 90% de las poblaciones tiene un evento reproductivo y en el último un 90% tienen el evento de dispersión. En el período intermedio existe un solapamiento de eventos: 10% reproductivos y 10% de dispersión. De esta manera una pequeña fracción de las poblaciones experimenta la dispersión antes de que otras experimentan la reproducción. Esta es la única diferencia con las simulaciones anteriores mostradas en la figura 1, pero esta pequeña perturbación tiene efectos profundos en la dinámica del modelo.

Los cambios dramáticos en la escala temporal a largo plazo desaparecen (Comparar la figura 2a con la figura 1a), aunque se mantienen los observados a escalas intermedias (Figura 1b). Los patrones de las poblaciones individuales mostrados en las figuras 2c y 2d son similares a los de las figuras 1c y 1d. Las regiones extendidas de dinámica periódica simple se producían cuando las poblaciones centrales y de borde mantenían una dinámica simple (Figuras 1c y 1e). El esquema de asincronía fija no permite la aparición del patrón periódico en las poblaciones de borde destruyendo el comportamiento periódico en la población total.

Al simular el sistema usando el esquema de asincronía al azar (figura 3) se observó que el comportamiento de la población total en periodos muy largos de tiempo (figura 3a) era similar a la obtenida utilizando la asincronía fija, sin regiones de dinámica periódica.

La diferencia clave comparada con el esquema de sincronía y el de asincronía fija es que no existe una región de dinámica periódica simple. Hay solamente variación en la amplitud e intervalos más grandes entre zonas de mayor amplitud. Las poblaciones individuales mantienen el patrón observado para las simulaciones con sincronía y asincronía fijas (Figura 3d y 3c), esto significa que las poblaciones de borde y centrales mantienen un comportamiento cualitativo distinto, el cual puede cambiar a escalas intermedias de tiempo. También se puede observar que un la dinámica compleja en algunas poblaciones (Figura 3d) puede no estar acompañado por una dinámica similar en otras poblaciones (Figura 3c).

Para investigar más profundamente los efectos de la asincronía, se realizaron extensivas simulaciones con parámetros elegidos al azar dentro de un rango con validez ecológica. Para cada uno de los tres métodos de evaluación se realizaron 5000 simulaciones para detectar el número de trasientes a largo plazo (supertrasientes) y 5000 simulaciones para el número de trasientes a plazo medio (mesotrasientes), eligiendo siempre las condiciones iniciales al azar (Tabla 1).

Para detectar la aparición de los trasientes se desarrolló un método empírico que consiste en medir

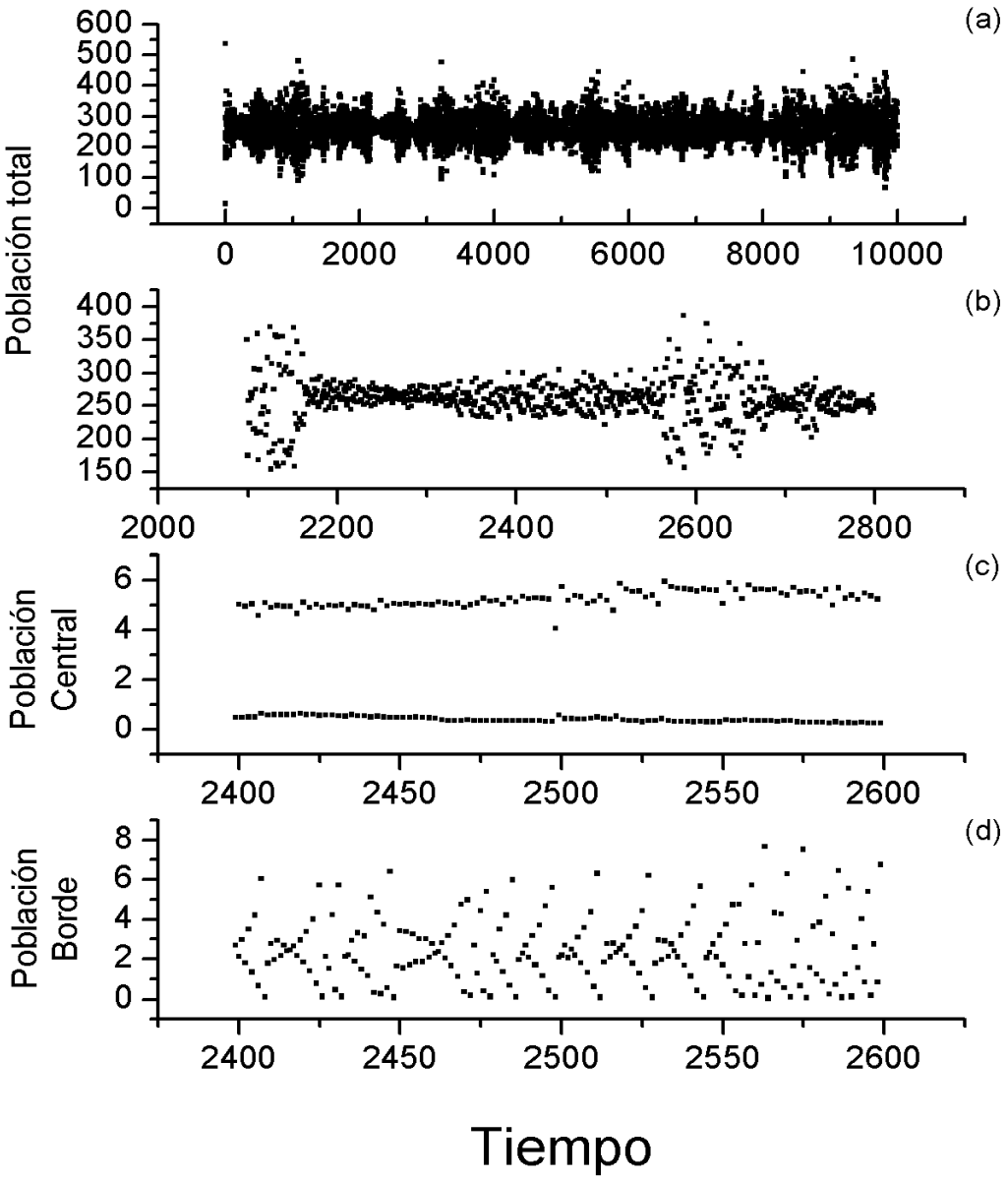


Figura 3. Una simulación usando los mismos parámetros de la figura 1, pero utilizando el esquema de actualización sincrónico al azar con parámetros: pD={0.0, 0.1, 0.9}, pR={0.9, 0.1, 0.0}.

la razón de varianzas *RV* en ventanas adyacentes *W* de la serie de tiempo de la población total. Estas ventanas se deslizan sobre toda la serie y cuando la razón de varianzas supera un valor dado se considera que existe un comportamiento trasiente. Los valores de *RV* y *W* se obtuvieron de manera empírica, para supertrasientes se tomo *RV*=50 y *W*=500, para mesotrasientes *RV*=20, *W*=50.

La frecuencia de los supertrasientes es muy baja comparada con los mesotrasientes, aunque ambos comportamientos pueden observarse en los tres tipos de evaluación del modelo. La aparición de supertrasientes en el método asincrónico al azar fue inesperada. Es interesante notar que el rango de

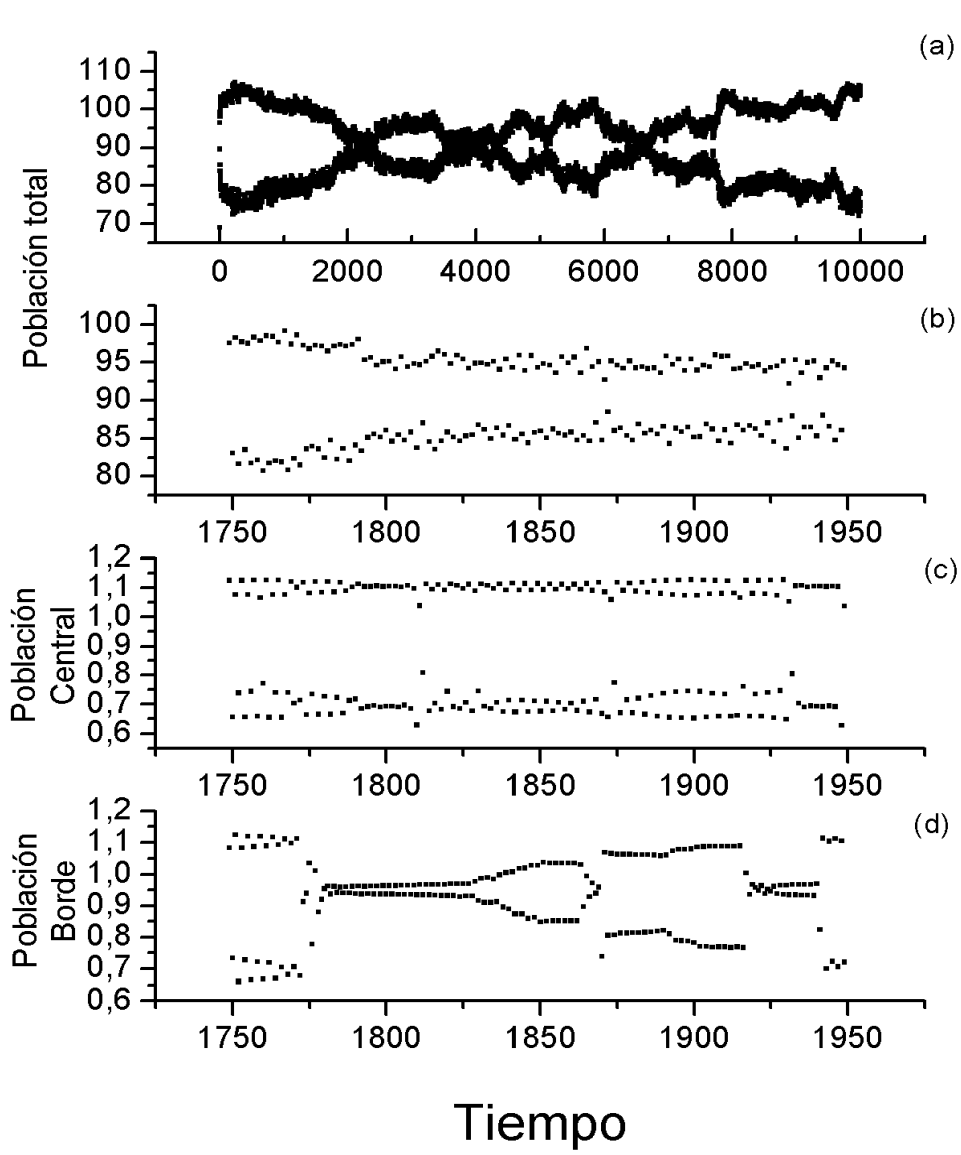


Figura 4. Una simulación similar a la mostrada en la figura 3 excepto por los siguientes parámetros: b=6, λ=1.8, d=0.9

parámetros que produce supertrasientes en este último caso es muy diferente del rango en los otros tipos de evaluación. Mientras que en los métodos sincrónico y asincrónico fijo la dinámica local es caótica, para el método asincrónico al azar la dinámica local está fuera de la región caótica (Figura 4). En este último caso la dinámica de la población total se mueve lentamente entre dos o más atractores periódicos (Figura 4a). Si esta dinámica global se observa en una escala temporal intermedia, el sistema está cambiando lentamente desde un atractor a otro la mayoría del tiempo (Figura 4b). En cambio las poblaciones centrales parecen mantener su dinámica en un solo atractor (Figura 4c) y las poblaciones de borde están cambiando de atractor mucho más rápido que la población total (Figura 4d).

Discusión

La importancia de la dinámica trasiente fue señalada por Hastings y Higgins (Hastings & Higgins 1994). Ellos mostraron la existencia de amplias regiones temporales con dinámicas cualitativas diferentes y bruscas transiciones entre ellas. La existencia de de atractores múltiples y de atractores caóticos en forma de montura (es decir atractores caóticos inestables) es muy común en modelos espacialmente explícitos y esta es una condición necesaria para que ocurran los trasientes extendidos en el tiempo y también la razón de que este comportamiento pudiera ser frecuente (Hastings 2004). Adicionalmente la perturbación de los parámetros con niveles moderados de ruido no destruyó estos trasientes (Hastings 1998). Estos resultados sugieren dos puntos de relevancia ecológica: que la dinamica trasiente puede tener más relevancia ecológica que el atractor final, y que los cambios bruscos en la dinámica de un sistema pueden ser generados internamente y no reflejar cambios en el medio ambiente.

En este capitulo se tomó un modelo del mismo tipo que los usados en trabajos previos para

demostrar estos supertrasientes y se relajó una de sus suposiciones: la sincronía global de las poblaciones. Se encontró que los supertrasientes se producían en estos modelos pero solamente para un conjunto restrictivo de parámetros y condiciones iniciales. Otros estudios utilizaron el mismo tipos de modelos y diferentes formas de dispersión sincrónica para los individuos, esto amplió el rango de condiciones investigadas, llegando a las mismas conclusiones (Labra et al. 2003). Por lo tanto la relevancia ecológica de este comportamiento trasiente sería limitada.

El análisis realizado en este capítulo mostró que adicionalmente a los supertrasientes existen cambios en el comportamiento dinámico que se dan a escalas menores y que no habían sido previamente reportados, estos se denominaron mesotrasientes. Se sugiere que podrían tener mayor importancia ecológica debido a que ocurren con más frecuencia en el tipo de modelos investigado y además ocurren en una escala temporal que los hace más disponibles para experimentación y medición.

Algunos patrones observados, como el cambio gradual en la amplitud de los ciclos (Figuras 1-4), han sido detectados en poblaciones naturales (Henttonen et al. 1987). Este fenómeno ha sido atribuido a una deriva en los parámetros de los modelos (Bascompte & Solé 1998) y también ha sido descubierto en otro modelo espacial con suposiciones diferentes (Ranta et al. 1997). Esto sugiere que la ocurrencia de estos patrones no depende de los detalles del modelo, pero sí en el hecho de que las poblaciones están conectadas mediante dispersión en un hábitat espacialmente segregado.

Otro aspecto importante de los cambios trasientes de largo y mediano plazo es que a menudo están acompañados por heterogeneidad espacial. En particular la dinámica de las poblaciones de borde puede ser completamente diferente de aquellas que están en el centro. Esto tiene importante implicaciones para el monitoreo ambiental ya que un cambio brusco en una población puede no ser un buen indicador de cambios en otras partes del sistema.

A pesar de que los supertrasientes parecen no tener relevancia ecológica es distinto lo que sucede

con el comportamiento transitorio en general. Este ha sido observado en poblaciones de laboratorio (Cushing et al. 1998) y en datos de campo (Higgins et al. 1997), en estos casos los modelos no son espaciales y enfatizan la interacción del comportamiento interno con la estocacidad del ambiente para producir los trasientes. En trabajos que exploran la extinción de especies en comunidades competitivas debido a la perdida de hábitat (Keymer et al. 2000; Tilman et al. 1994), se reportaron largos trasientes que se deben a que la estabilización en modelos con muchos componentes es muy lenta. En modelos de predador-presa se observa también la existencia de trasientes a través de los cuales puede existir coexistencia en un rango de parámetros diferente al que se ve en el atractor final (Hastings 2001), aunque no ha sido estudiado este efecto también sería posible en modelos de redes tróficas. Para este ultimo tipo de modelos se ha sugerido que la dinámica trasiente podría tener mucha importancia (Chen & Cohen 2001). Como sugieren Chen y Cohen (2001), en una escala global el crecimiento de la población humana y la presión que ejercemos sobre los sistemas ecológicos sigue aumentando y modificándolos por lo tanto la mayoría de los ecosistemas están en permanente cambio. El estudio de la dinámica trasiente merece al menos la misma importancia que la dinámica de equilibrio.

Bibliografía

Bascompte, J. & Solé, R.V., 1998. Spatiotemporal patterns in nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(5), 173-174.

Bellows, T.S., 1981. The Descriptive Properties of Some Models for Density Dependence. *Journal of Animal Ecology*, 50(1), 139-156.

Brännström, Å. & Sumpter, D., 2005. Coupled map lattice approximations for spatially explicit individual-based models of ecology. *Bulletin of Mathematical Biology*, 67(4), 663-682.

Chen, X. & Cohen, J.E., 2001. Transient dynamics and food-web complexity in the Lotka–Volterra cascade model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 268, 869-877.

Clifton, K.E., 1997. Mass spawning by green algae on coral reefs. *Science*, 275, 1116-1118.

Crutchfield, J.P. & Kaneko, K., 1988. Are attractors relevant to turbulence. *Physical Review Letters*,

60(26), 2715-2718.

Cushing, J.M. et al., 1998. Moving toward an unstable equilibrium: saddle nodes in population systems. *Journal of Animal Ecology*, 67, 298-306.

Doebeli, M., 1995. Dispersal and Dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1), 82-106.

Greathead, D.J., 1997. Crawler behavior and dispersal. In Y. Ben-Dov & C. J. Hodgson, eds. *Soft Scale Insects-Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam: Elsevier Science B.V., pp. 339-342.

Gullan, P.J., 1997. Relations with Ants. In Y. Ben-Dov & C. J. Hodgson, eds. *Soft Scale Insects-Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam: Elsevier Science B.V., pp. 351-373.

Hassell, M.P., Comins, H.N. & May, R.M., 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353, 255-258.

Hassell, M.P. et al., 1995. Appropiate formulations for dispersal in spatially structured models: comments on Bascompte & Solé. *Journal of Animal Ecology*, 64, 662-664.

Hastings, A., 2001. Transient dynamics and persistence of ecological systems. *Ecology Letters*, 4, 215-220.

Hastings, A., 1998. Transients in spatial ecological models. In J. Bascompte & R. V. Solé, eds. *Modeling spatiotemporal dynamics in Ecology*. Springer Verlag and Landes Biosience, pp. 189-198.

Hastings, A. & Higgins, K., 1994. Persistence of transients in spatially structured ecological models. *Science*, 263, 1133-1136.

Hastings, A., 2004. Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 39-45.

Hendry, R.J., McGlade, J.M. & Weiner, J., 1996. A coupled map lattice model of the growth of plant monocultures. *Ecological Modelling*, 84, 81-90.

Henttonen, H. et al., 1987. How much do weasels shape microtine cycles in northern Fennoscandian taiga. *Oikos*, 78, 353-365.

Higgins, K. et al., 1997. Stochastic dynamics and deterministic skeletons: population behavior of Dungeness Crab. *Science*, 276, 1431-1435.

Kaneko, K., 1995. Coupled maps: from local to global. In *Computational Physics as a New Frontier in Condensed Matter Research*. The Physical Society of Japan, pp. 291-302.

Kaneko, K., 1998. Diversity, stability, and metadynamics: remarks from coupled map studies. In J. Bascompte & R. V. Solé, eds. *Modeling spatiotemporal dynamics in Ecology*. Springer Verlag and Landes Biosience, pp. 27-45.

Kaneko, K., 1990. Supertransients, spatiotemporal intermittency and stability of fully developed spatiotemporal chaos. *Physics Letters A*, 149, 105-112.

Kenyon, J.C., 1995. Latitudinal differences between Palau and Yap in coral reproductive synchrony. *Pacific Science*, 49(2), 156-164.

Keymer, J.E. et al., 2000. Extinction Thresholds and Metapopulation Persistence in Dynamic Landscapes. *The American Naturalist*, 156(5), 478-494.

Labra, F.A., Lagos, N.A. & Marquet, P.A., 2003. Dispersal and transient dynamics in metapopulations. *Ecology Letters*, 6(3), 197-204.

Maynard Smith, J. & Slatkin, M., 1973. The Stability of Predator-Prey Systems. *Ecology*, 54(2), 384-391.

Ranta, E., Kaitala, V. & Lundberg, P., 1997. The spatial dimension in population fluctuations. *Science*, 278, 1621-1623.

Royama, T., 1992. *Analytical population dynamics*, London: Chapman & Hall.

Ruxton, G.D. & Doebeli, M., 1996. Spatial self-organization and persistence of transients in a metapopulation model. *Proceedings of the Royal Society London Series B*, 263, 1153-1158.

Satake, A. & Iwasa, Y., 2002. Spatially limited pollen exchange and a long-range synchronization of trees. *Ecology*, 83(4), 993-1005.

Silvertown, W.J. & Lovett Doust, J., 1993. *Introduction to plant population biology*, Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Tilman, D. et al., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65-66.

CAPITULO 4

El crecimiento multifractal del perifiton

Introducción

El perifiton constituye una comunidad compleja compuesta por microorganismos y otros componentes que incluyen algas, bacterias, hongos, animales, y detritos orgánicos e inorgánicos (Wetzel 1983). El perifiton puede ser responsable de la mayor parte de la producción primaria en ambientes acuáticos de poca profundidad tales como arroyos, lagos, aguas costeras y humedales (Dodds et al. 1999). Además es un modulador químico en los sistemas acuáticos, transformando muchas sustancias químicas inorgánicas, como nutrientes y compuestos orgánicos lábiles, en su forma orgánica (Stevenson 1996); esto hace posible su uso para purificar aguas poluídas (Vymazal 1988). Por otra parte, el perifiton ha sido utilizado como indicador de la calidad de aguas por su propiedad de integrar los efectos de distintos efluentes y por su rápida respuesta a los cambios ambientales (Lowe 1996; Vis et al. 1998).

Una de las características descriptivas de las comunidades de perifiton es su *biomasa*, que se define como la cantidad de materia orgánica (o carbono) que se ha acumulado a partir de la producción por unidad de área (Biggs & Smith 2002). La biomasa es una medida que integra las interacciones de las características individuales de las especies, los controles ambientales abióticos y los efectos de herbivoría (Biggs et al. 1998).

A su vez, la distribución espacial de la biomasa es el resultado de procesos colonización, crecimiento, competencia, herbivoría, para mencionar sólo los más importantes. La colonización se da en lugares al azar que actúan como núcleos para el desarrollo de la biomasa. A medida que avanza el crecimiento se desarrollan comunidades con arquitectura compleja similar a la de las

selvas tropicales, donde la competencia por luz y nutrientes tiene un papel preponderante (Lowe 1996).

Las métodos usuales para medir la biomasa del perifiton son destructivos y no permiten estimar su distribución espacial (Stevenson 1996). Por ello se desarrolló un método no destructivo que permitió estimar la distribución espacial de la biomasa (Saravia et al. 1999) y observar la existencia de patrones espaciales complejos.

Este método utiliza el procesamiento de imágenes; las similitud de dichas imágenes con las generadas a partir de la geometría fractal (Keitt 2000), sugirió la aplicación de estos métodos para el análisis de la distribución de biomasa en el perifiton. Los fractales han sido aplicados por otros investigadores para la caracterización de biofilms bacterianos (Hermanowicz et al. 1995), que forman una parte fundamental de las comunidades de perifiton, y para caracterizar comunidades de microfitobentos (Seuront & Spilmont 2002).

Los objetos fractales

Los fractales naturales y matemáticos son objetos cuya rugosidad y fragmentación no tienden a desaparecer, ni fluctúan aumentando o disminuyendo, sino que se mantienen constantes al ser observados a diferentes escalas (Mandelbrot 1989). Esta característica es llamada auto-similaridad. Una de las propiedades más importantes de cualquier objeto fractal es su *dimensión fractal* que mide el grado de irregularidad y fragmentación. Para aplicar la teoría de los fractales es conveniente que el objeto que estudiamos presente una estructura con sólo dos estados, por ej. blanco o negro, presencia o ausencia, cero o uno. Cuando el objeto de estudio presenta una estructura en la cual existe un rango de “grises”, como la distribución de la biomasa de perifiton, es necesario introducir un nuevo tipo de objeto, más general, que se llama matemáticamente una *medida*.

La teoría de los objetos multifractales estudia las medidas auto-similares. Hay muchos ejemplos

posibles de medidas, pero en el campo de la ecología una muy importante es la cantidad de especies encontradas en un área (riqueza específica). A partir de mediciones en un rango de áreas se obtienen las curvas de especie-área. Se ha observado una fuerte evidencia de que esta medida es auto-similar (Harte et al. 1999) y que también presenta una estructura multifractal (Borda-de-Água et al. 2002).

Los multifractales se utilizan en física para la descripción del comportamiento a largo plazo de sistemas caóticos (Chhabra et al. 1989). En las ciencias biológicas han sido propuestos para detectar enfermedades cardíacas (Havlin et al. 1999; Ivanov et al. 1999), para diagnosticar cáncer de mama (Kestener et al. 2001), para modelar y analizar el movimiento de copepodos (Schmitt & Seuront 2001), para el análisis del ADN mitocondrial (Oiwa & Glazier 2002). En ecología los multifractales se han utilizado en el análisis de la variabilidad temporal de biomasa en plancton (Pascual et al. 1995; Seuront et al. 1999), como modelo de extinción y origen de especies (Plotnick & Sepkoski Jr. 2001), en el análisis de la distribución espacial de los claros producidos por la caída de árboles en el bosque tropical (Solé & Manrubia 1995a; Solé & Manrubia 1995b). En este último caso la existencia de una distribución multifractal se tomó como evidencia de que el bosque se encontraría en un estado crítico (Solé & Alonso 1998).

El objetivo de este capítulo es investigar la posible estructura multifractal de la distribución de biomasa del perifiton sus consecuencias y cuales son los procesos que podrían causarla.

Métodos

Colonización de perifiton

Se monitoreó el desarrollo de la comunidad de perifiton en laboratorio, utilizando 10 peceras de 15 litros cada una ubicadas en 2 filas de 5, iluminadas con 10 tubos fluorescentes con un fotoperíodo de 12/12 horas.

En cada una de las peceras se dispusieron 12 placas de poliestireno de alto impacto, de color blanco, de 1 mm de espesor, con un tamaño de 8 x 8 cm., que fueron pegadas a cerámicos del mismo tamaño para mantenerlas en el fondo.

Para el llenado de las peceras se decidió utilizar 5 litros de agua de pozo, dado que en los cuerpos de agua superficiales las características químicas son muy variables, y que el agua de pozo mantiene sus características más estables a lo largo del tiempo (se utilizó agua proveniente de una perforación al subacuífero Puelchense) . Luego se sembraron 50 cm^3 de un concentrado de algas obtenido del raspado de plantas de *Egeria densa* filtradas con una red de 200 µm., recolectadas en el arroyo Las Flores perteneciente a la cuenca del Río Luján (Feijoó et al. 1999).

Para estimar la distribución espacial de la biomasa se utilizó el método fotográfico; este método permite una estimación no destructiva, con lo cual es posible obtener el desarrollo en el tiempo de una comunidad (Saravia et al. 1999). El método se basa en la toma de fotografías digitales a partir de las que se estima la biomasa utilizando una relación matemática previamente calibrada con los métodos estándares de determinación de clorofila-a.

Para la determinación fotográfica se identificó 1 placa por pecera, sobre la cual se realizaron las mediciones durante todo el experimento. La frecuencia del muestreo fue semanal con una extensión de 11 semanas, desde los meses de Septiembre a Noviembre del año 1999. En el mismo día que se realizó la estimación fotográfica, se extrajo entre las restantes placas una al azar, que se dividió en tres. Sobre una parte se determinó clorofila-a por el método de Lorentzen modificado (Aminot 1983) con extracción por metanol, sobre otra parte se determinó el peso seco libre de cenizas, y sobre la tercera parte se fijaron muestras para determinar la composición taxonómica. También se midieron semanalmente características físicas como la temperatura del agua (22°C), la densidad de flujo de fotones (40 µmol quanta m^{-2} s^{-1}), que no variaron significativamente durante todo el experimento. En cada semana se agregaron 50 cm^3 de concentrado de algas, para simular el aporte externo de especies que recibiría la comunidad en un ambiente léntico natural. También se repuso

agua de pozo para compensar la evaporación cuando fue necesario.

Análisis multifractal

Se analizaron las imágenes de la colonización de perifiton utilizando el espectro de dimensiones generalizadas D_q, y el espectro de singularidades $f(\alpha)$.

Espectro de dimensiones generalizadas

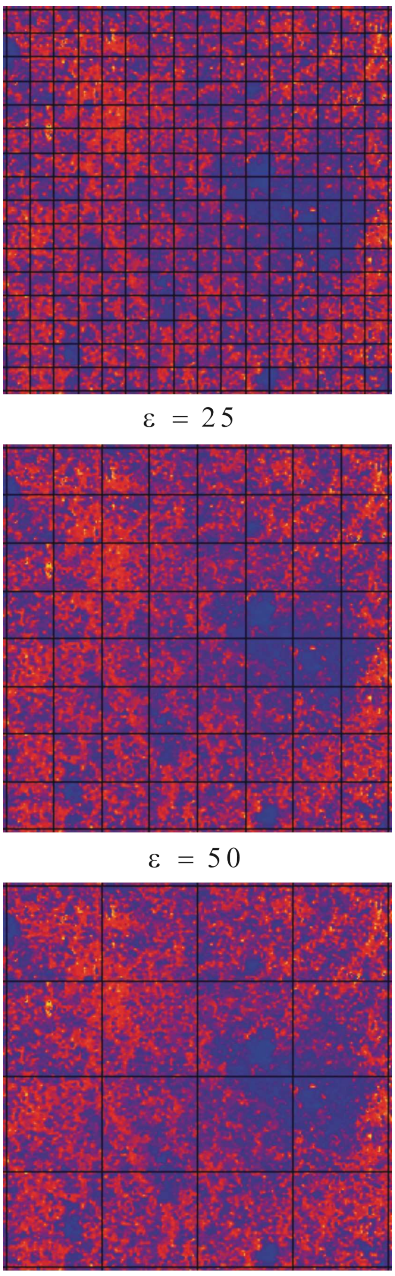


Figura 1: Diferentes tamaños de grillas superpuestas sobre una imagen de biomasa de perifiton, donde ε es el tamaño del cuadrado.

Las dimensiones generalizadas son exponentes que miden la no-uniformidad de la distribución de biomasa, originalmente fueron desarrollados para caracterizar sistemas caóticos (Hentschel & Procaccia 1983). Para determinarlos se utiliza el llamado método de los momentos. Se cubre la imagen con una grilla, lo cual divide la imagen en $N(\varepsilon)$ cuadrados iguales de lado ε y se calcula la biomasa $\mu_i(\varepsilon)$ en cada uno de ellos (Figura 1). Luego se calcula la llamada función de partición:

$$Z_q(\varepsilon) = \sum_{i}^{N(\varepsilon)} (\mu_i(\varepsilon))^q \qquad (1)$$

Esta función de partición debe su nombre a que existe una función similar en la teoría de la termodinámica del equilibrio (Evertzs & Mandelbrot 1992). La operación se realiza para diferentes tamaños de ε dentro de un rango predeterminado. La dimensión generalizada se calcula como

$$D_q = \frac{1}{q-1} \lim_{\varepsilon \to 0} \frac{\log(Z_q)}{\log \varepsilon} \qquad (2)$$

En la práctica, como el límite no se puede evaluar, para obtener el segundo término de la D_q se calcula la pendiente de la recta de $log(Z_q)$ en función de $log(\varepsilon)$. Esto se realiza para diferentes q, con la condición de que este sea un número real. Utilizando un rango de q que incluya números negativos y positivos se obtiene un gráfico de D_q en función de q, el llamado espectro de dimensiones generalizadas. La variable q determina que cuadrados tienen una mayor contribución a la suma en (1) y por lo tanto mayor influencia en (2). Cuando q es un número positivo relativamente grande, la contribución principal viene de la μ_i mayor. Sin embargo cuando q es un número negativo, también grande en valor absoluto, la mayor contribución viene a partir de la μ_i menor (Oiwa & Glazier 2002). Por ejemplo si tomamos dos valores de biomasa, μ_1=10 y μ_2=0.1, para q=5, $(\mu_1)^5$=100000 y $(\mu_2)^5$=0.00001 por lo que la contribución de μ_2 es despreciable. En cambio para q=-5, $(\mu_1)^{-5}$=0.00001 y $(\mu_2)^{-5}$=100000 la contribución de μ_1 es la que no tiene influencia en la suma.

El espectro de dimensiones generalizadas, D_q, adquiere la forma de una curva sigmoidal y es una función decreciente de q (Grassberger 1983).

Cuando q=1 el denominador del primer término de D_q esta indefinido, por lo que hay que reemplazarlo por la siguiente expresión:

$$D_q = \lim_{\varepsilon \to 0} \frac{\sum_{i}^{N(\varepsilon)} \mu_i \log(\mu_i(\varepsilon))}{\log \varepsilon} \quad (3)$$

y análogamente se calcula la pendiente de la recta del numerador en función de $log(\varepsilon)$.

La suposición que debe cumplirse en todos los casos es que la relación $log(Z_q)$ versus $log(\varepsilon)$ debe ser una recta. Estas rectas se estiman utilizando el método de cuadrados mínimos, los distintos ε que se utilizan para calcular las sumas (1) y (3) se determinan de manera que los puntos queden equidistantes en el eje de la variable independiente $log(\varepsilon)$.

La dimensión generalizada se llama un exponente, porque a partir de la definición (2) se obtiene:

$$\log(Z_q) \approx D_q(q-1)\log(\varepsilon) \qquad (4)$$

El símbolo ≈ se utiliza aquí para significar que el término de la izquierda se aproxima a una constante multiplicada por el término de la derecha en el límite de ε pequeños. Si elevamos (4) a la potencia de 10 para eliminar el logaritmo:

$$Z_q \approx \varepsilon^{D_q(q-1)} \qquad (5)$$

A la expresión (5) se la llama ley de potencias, esta determina como varía Z_q con la escala que esta representada por ε, a eso se debe el nombre en inglés scaling, que se podría traducir como escalamiento. Las relaciones del tipo de (5) son la firma de los multifractales y de los fractales, de hecho cuando q=0, (5) se transforma en la dimensión fractal estándar (Mandelbrot 1988). Para un objeto fractal se puede realizar el cálculo de D_q en un rango de q pero este daría un valor constante igual a D_0.

La relación exponencial (5) sólo se mantiene para todas las escalas en los multifractales teóricos. Pero en los casos experimentales existe un límite inferior y superior para las escalas en los cuales se aplica esta relación (Davis et al. 1994). La primera limitación está impuesta por la extensión y la resolución del método experimental. Además existen restricciones impuestas por el método de estimación. En el caso de imágenes, a escalas inferiores a 4 o 5 elementos de resolución la estructura de la imagen se ve severamente comprometida (Chappell & Scalo 2001). El límite superior de la escala utilizada en la estimación debe ser significativamente menor que la extensión de la imagen de lo contrario los efectos de borde distorsionarían los resultados (Chappell & Scalo 2001).

La segunda limitación se debe a que los procesos naturales tienen generalmente propiedades multifractales en un rango acotado de escalas debido a su propia dinámica. Este se determina observando las escalas en las cuales se mantiene la relación lineal de $log(Z_q)$ versus $log(\varepsilon)$ (Appleby 1996; Pascual et al. 1995). Este rango de escalas se debe mantener para todos los q donde este

definido D_q.

Originalmente la definición de multifractalidad implicaba que esta relación existiera para todo q que sea un numero real, pero se demostró que existían distribuciones con la característica de ser similares a distintas escalas pero que no cumplían con esta definición es decir que el D_q no existía, por ejemplo para q<0. Por ello los multifractales que cumplen con la existencia de D_q para todo q deberían a llamarse *multifractales restrictos* para indicar la existencia de una clase mas amplia de objetos multifractales (Evertzs & Mandelbrot 1992).

Espectro de singularidades

La definición de las dimensiones generalizadas se dio conjuntamente con el método para determinarlas. En el caso del espectro de singularidades es necesario explicar un poco de teoría antes de entrar en el método de estimación.

Figura 2: Ejemplo de dos imágenes de biomasa de perifiton con valores diferentes del exponente de singularidad α. En la superior se observa un valor muy alto de biomasa en el centro y otros picos aislados. La imagen inferior es más homogénea, por eso el valor de α es mayor en esta última.

Inicialmente se define el exponente de Hölder de grano grueso: dado un punto cualquiera x en el plano donde se distribuye la biomasa, colocamos un cuadrado $C(\varepsilon)$ de lado ε centrado en x y calculamos la biomasa $\mu_i(\varepsilon,x)$ contenida en él. Entonces para cualquier punto x se define el exponente como:

$$\alpha = \frac{\log(\mu(C(\varepsilon)))}{\log(\varepsilon)}$$

En el límite donde el tamaño del cuadrado tiende a 0, α mide como la biomasa integrada alrededor de un punto x, varía con la distancia de acuerdo a la relación:

$$\mu(\varepsilon, x) \approx \varepsilon^{\alpha}$$

esto significa que al aumentar la escala ε la biomasa aumenta o disminuye de acuerdo con α. El exponente α también es llamado fuerza de singularidad, exponente de singularidad o intensidad de la concentración (Chappell & Scalo 2001). Si la región alrededor del punto x tiene una densidad relativamente uniforme, el exponente α adquiere un valor alto. Si el punto x resulta ser un valor muy alto, un valor singular, con respecto a la zona contigua de la imagen el valor de α es menor (Figura 3) (Pascual et al. 1995).

Si contamos el número de cuadrados $N(\alpha)$ donde la biomasa $\mu_i(\varepsilon,x)$ tiene un exponente entre los valores α y $\alpha+d\alpha$, siendo $d\alpha$ un valor pequeño con respecto a α, entonces se define:

$$f_{\varepsilon}(\alpha) = \frac{\log(N_{\varepsilon}(\alpha))}{\log(\varepsilon)}$$

cuando ε tiende a 0, $f_{\varepsilon}(\alpha)$ tiene un valor bien definido $f(\alpha)$ que puede ser interpretado como la dimensión fractal del conjunto de cajas con exponente de singularidad α:

$$N(\alpha) \approx \varepsilon^{-f(\alpha)}$$

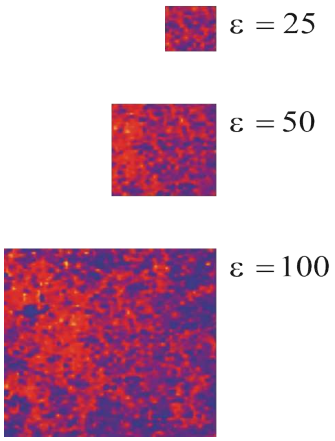


Figura 3: Cuadrados de diferentes tamaños centrados en un mismo punto de una imagen de biomasa de perifiton, para el calculo del exponente α.

En otras palabras dentro de la distribución de biomasa existen conjuntos superpuestos cada uno caracterizados con un exponente de singularidad α y una dimensión fractal $f(\alpha)$, esta es una de las razones para el nombre multifractal (Evertzs & Mandelbrot 1992).

Para la estimación del espectro de singularidades se utilizo el método canónico (Chhabra & Jensen 1989; Chhabra et al. 1989). Se sigue un procedimiento similar al usado para las dimensiones generalizadas. Se superpone a la distribución de biomasa una grilla que divide la imagen en $N(\varepsilon)$ cuadrados iguales de lado ε y se calcula la biomasa $\mu_i(\varepsilon)$ en cada uno de ellos. Entonces se calcula

una biomasa normalizada:

$$M_i(q,\varepsilon)=\frac{\left[u_i(\varepsilon)\right]^q}{\sum_{j=1}^{N(\varepsilon)}\left[u_j(\varepsilon)\right]^q}$$

análogamente a las dimensiones generalizadas (2) el parámetro *q* actúa como un microscopio para explorar diferentes regiones de la distribución de biomasa. Para $q>1$, $M(q)$ amplifica las regiones más singulares de la medida, mientras que para $q<1$ acentúa las regiones menos singulares, y para $q=1$, la medida $\mu(1)$ replica la medida original (Chhabra et al. 1989).

Entonces la dimensión fractal de *M(q)* se calcula como:

$$f(q)=\lim_{\varepsilon\to 0}\frac{\sum_{i=1}^{N(\varepsilon)}M_i(q,\varepsilon)\log(M_i(q,\varepsilon))}{\log(\varepsilon)}$$

además el valor promedio del exponente de singularidad con respecto a M(*q*) puede ser calculado evaluando:

$$\alpha(q)=\lim_{\varepsilon\to 0}\frac{\sum_{i=1}^{N(\varepsilon)}M_i(q,\varepsilon)\log(u_i(,\varepsilon))}{\log(\varepsilon)}$$

Para determinar α y $f(\alpha)$ se calcula la pendiente del numerador versus $log(\varepsilon)$; esta relación debe ser lineal para que se verifique la multifractalidad.

Este método se aplicó a medidas multifractales teóricas (Chhabra & Jensen 1989) y se demostró que la elección de los tamaños de las cajas ε para los cuales se evalúan α y $f(\alpha)$ influye en la estimación y produce errores si la elección no es adecuada. Para los casos en los cuales se desconoce el proceso que genera la distribución multifractal no existe una manera de determinar que elección de tamaños es la correcta. Pero a pesar de estos errores el método reproduce la mayor parte del espectro con exactitud, principalmente los valores que corresponden a *q* pequeños en valor

absoluto. Para los *q* mayores se producen oscilaciones en los gráficos logarítmicos que provocan errores en la estimación de las pendientes.

Estimación

Como el método para estimar ambos espectros utiliza la superposición de grillas de distintos tamaños, se calcularon los dos al mismo tiempo. Las imágenes de biomasa obtenidas a partir de la sucesión de la comunidad de perifiton, tuvieron una resolución de 470x470 elementos o píxeles, por ello se eligió un rango de tamaños de grilla ε, en potencias de 2 con un mínimo de 2^2=4 y un máximo de 2^7=128 píxeles. Como los distintos tamaños de ε no dividen exactamente la imagen, la superficie total cubierta por los cuadrados no es la misma para cada uno, esto introduce

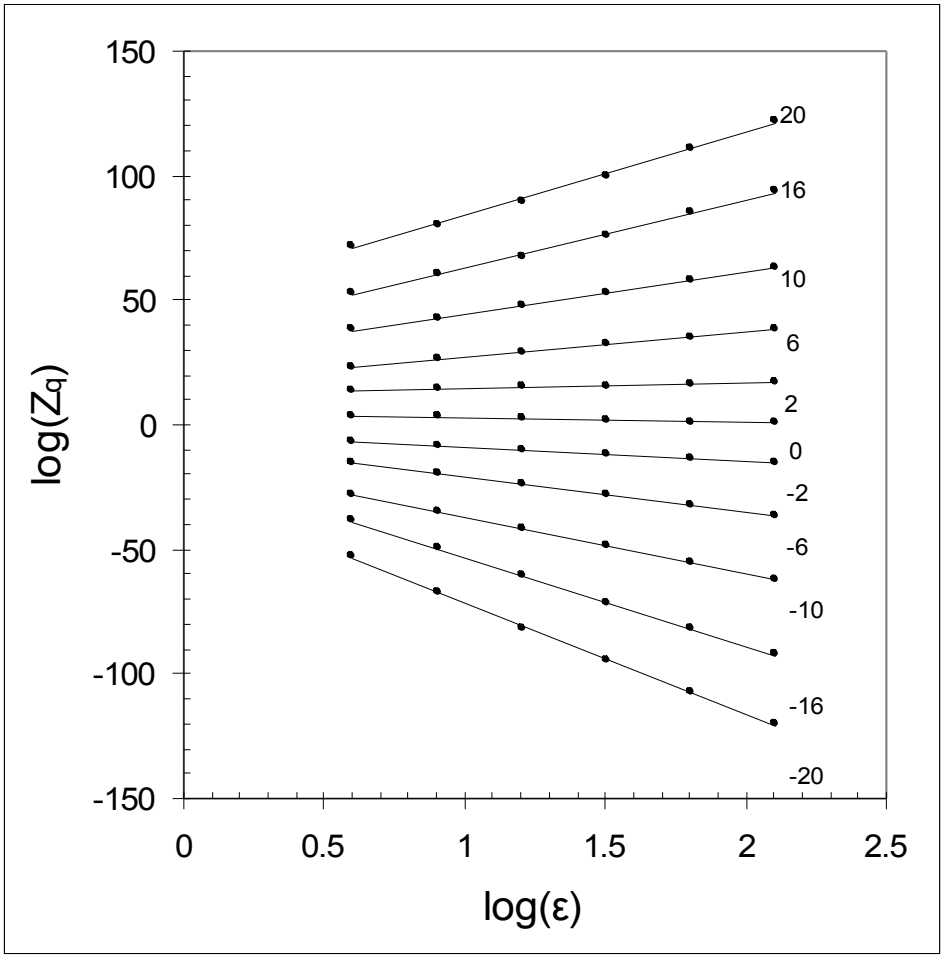


Figura 4: Gráfico logarítmico de la escala ε vs. la función de partición Z_q para un rango de q desde -20 a 20. Los números a la derecha corresponden a los q, en cada uno de ellos la ordenada de origen se encuentra ligeramente desplazada para mejorar la visualización. Las líneas corresponden a las rectas calculadas por regresión lineal.

desviaciones en la estimación. Para evitar esto se utilizó una ventana deslizante. Se tomó una porción menor de la imagen para la estimación tal que sea divisible exactamente por todos los valores de ε, en este caso al ser todos potencias de 2 se eligió la potencia siguiente al mayor ε utilizado: 2^8=256 píxeles. Esta ventana se ubicó en las cuatro esquinas de la imagen y se promediaron los valores obtenidos para los espectros. El rango de q analizado fue de -24 a 24, se analizaron 10 imágenes del desarrollo de una placa para cada una de las peceras, de esta manera se analizó el desarrollo de 10 series temporales de colonización independientes.

Resultados

Se observó que la relación lineal necesaria para que la distribución de biomasa sea multifractal se cumplió para todas las fechas muestreadas y todos los q utilizados para la determinación del espectro de las dimensiones generalizadas; la figura 4 es un ejemplo típico de esas regresiones lineales. Asimismo se observó que la relación lineal se mantuvo en todo el rango de escalas considerado. Los datos utilizados para determinar Z_q a cada escala no son independientes dado que los cuadrados utilizados para los valores de ε menores se encuentran anidados en los mayores, esto viola las suposiciones necesarias para realizar pruebas estadísticas pero no invalida el método de cuadrados mínimos para determinar la mejor recta que pasa por el conjunto de puntos. Igualmente se calculó el coeficiente de determinación R^2 como una medida descriptiva de la bondad del ajuste (Borda-de-Água et al. 2002). Todos los R^2 observados fueron superiores a 0.99 en todos los casos indicando un ajuste muy bueno.

Se observó una gran variación del espectro de dimensiones generalizadas para los diferentes tiempos de desarrollo de la comunidad de perifiton (Figura 5). En todo momento se mantuvo la predicción teórica de que D_q debe ser una función monotónica decreciente de q, esto significa que para todo $q_1 \geq q_2$ la dimensión generalizada debe ser $D_1 \leq D_2$ (Grassberger 1983).

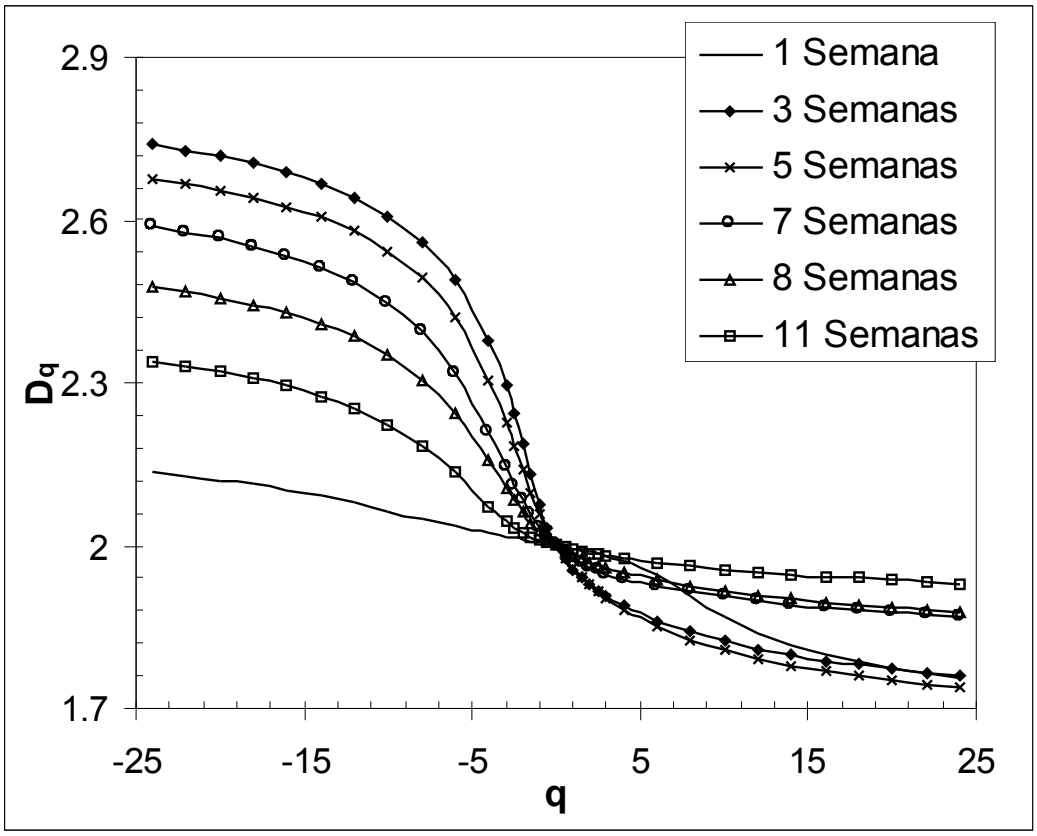


Figura 5: Espectro de dimensiones generalizadas para distintos tiempos de desarrollo de la comunidad de perifiton.

En el caso de un monofractal, es decir en caso de que la biomasa exhibiera una estructura fractal simple, el espectro de dimensiones generalizadas debería ser una recta constante, este patrón no se observó en ningún caso. La primera semana de desarrollo presenta la menor variación de la D_q. Partiendo de una placa sin colonizar, que es un plano uniforme por lo que D_q sería una constante igual a 2, el desarrollo de la biomasa de perifiton es lo que genera el patrón multifractal por lo tanto el rango de variación de D_q debería aumentar con el tiempo. Esto es lo que se observa experimentalmente con un máximo aproximadamente a las 3 semanas de desarrollo de la comunidad, a partir del cual disminuye la variación de D_q (Figura 5).

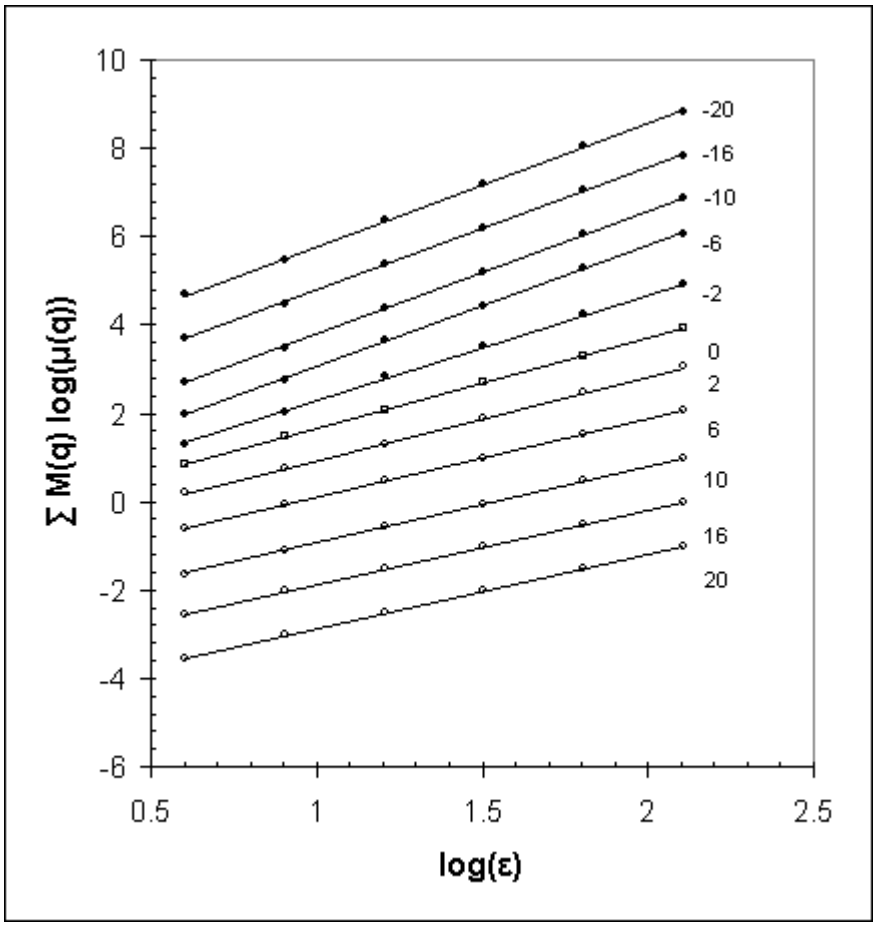


Figura 6: Gráficas de ajustes para determinar α, los valores a la derecha corresponden a los q utilizados.

Exceptuando la primera semana de colonización las mayores variaciones de D_q se observan en la zona valores de *q* menores que cero; también se observaron mayores diferencias en la zona de *q* negativos comparando entre distintos tiempos de colonización, esto resalta la importancia de las regiones de menor biomasa en la heterogeneidad.

En la determinación de *α* se observaron buenos ajustes para todos los *q* en todas las fechas muestreadas (Figura 6). El R^2 fue superior a 0.99 en todos los casos.

En los ajustes de *f(α)* se observaron las desviaciones del comportamiento lineal para los *q* mayores en valor absoluto resultantes de la elección arbitraria de los tamaños de *ε*. En el rango de *q* de -4 a +6 siempre se observaron R^2 mayores a 0.95. Para la primera semana los peores ajustes se observaron para los *q* positivos, y a partir de la segunda semana en adelante los ajustes para los

valores de *q* negativos fueron pobres (Figura 7).

En el espectro de singularidades el valor de la placa sin colonizar corresponde a un punto donde $\alpha = f(\alpha) = 2$.

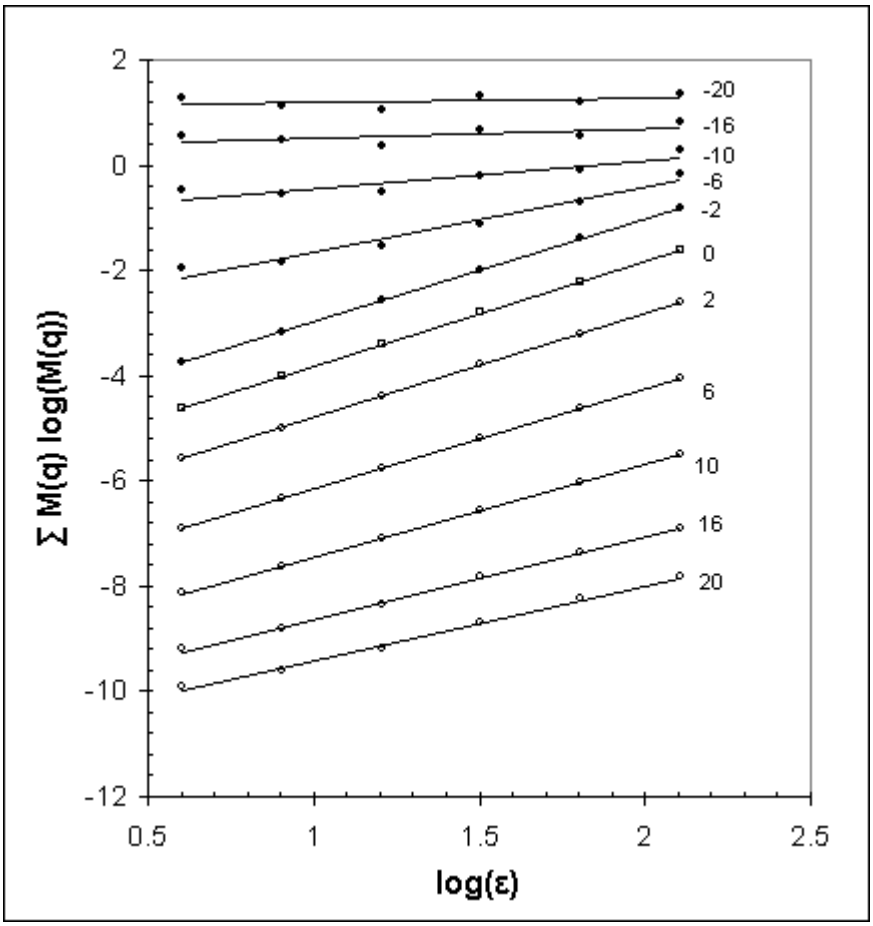


Figura 7: gráfico de ajustes típico para f(α) correspondiente a las últimas semanas de desarrollo de la comunidad, donde se observan buenos ajustes para los q pequeños en valor absoluto, y desviaciones del comportamiento lineal mas pronunciadas para los valores negativos de q.

Este valor puntual correspondería a una distribución de la biomasa completamente aleatoria (ruido blanco) pero se observó que debido al tamaño finito de la muestra $f(\alpha)$ presenta una estrecha curva, extendiéndose hacia abajo (Chappell & Scalo 2001).

Para todos los casos se observaron espectros de singularidad con rangos amplios de α y $f(\alpha)$ que demuestran la naturaleza multifractal de la distribución de biomasa de perifiton (Figura 8).

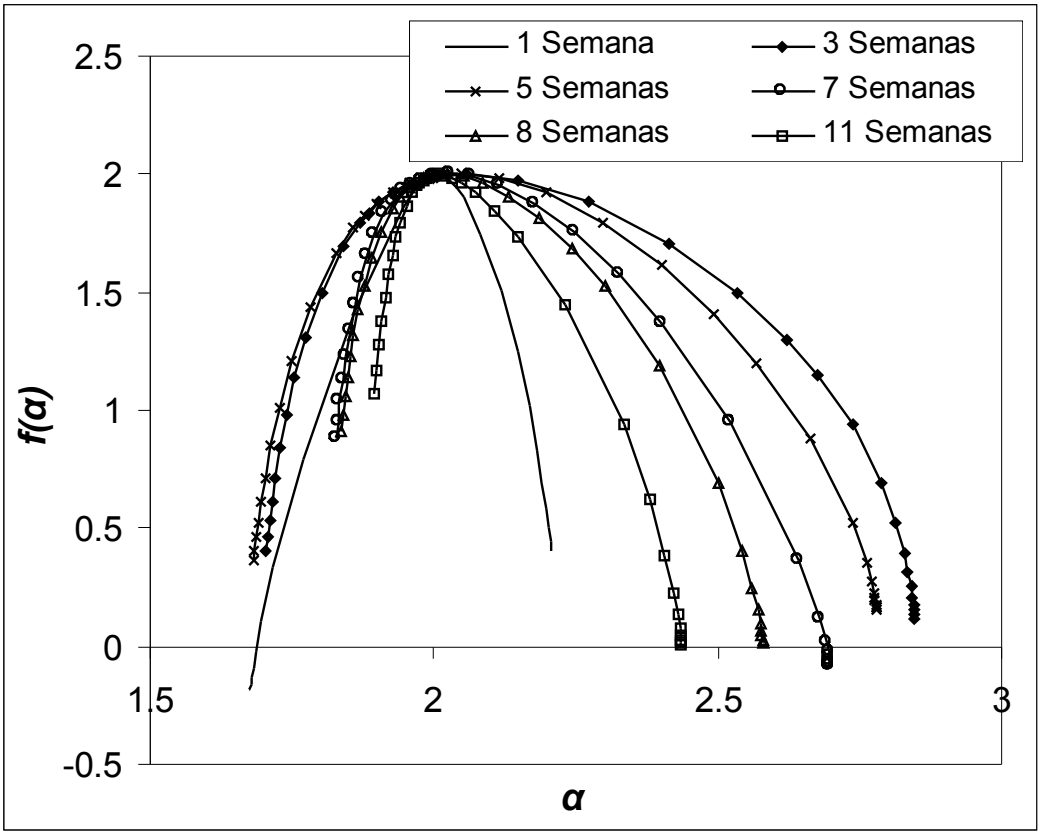


Figura 8: Espectro de singularidades α - f(α) para distintos tiempos de desarrollo de la comunidad de perifiton.

Siendo una dimensión *f(α)* no aceptaría valores negativos, pero en ciertos multifractales estocásticos aparecen describiendo eventos muy raros. Esto significa que a medida que *ε* tiende a cero encontramos una cantidad decreciente de los *α* correspondientes (Chhabra & Sreenivasan 1991). También los efectos del tamaño finito de la muestra y los errores en la estimación podrían influir para que aparecieran. En este caso la presencia de valores negativos coincide para los valores *q* donde los ajustes son más pobres. Estos se observan en la primera semana para los valores positivos de *q*, que corresponden a la izquierda de la curva, y en alguna de las semanas subsiguientes para los valores negativos de *q*, que se observan a la derecha de la curva. De esto se infiere que los valores negativos de *f(α)* provendrían de errores de muestreo y efectos del tamaño finito de la muestra más que de la observación de eventos muy raros.

Las distintas etapas de desarrollo de la comunidad se diferencian mucho más en la zona de *α*>2, es

decir para los q negativos. Un mayor rango en el exponente de singularidad α indica una mayor heterogeneidad de la imagen, dado que existen zonas homogéneas caracterizadas por los $\alpha>2$ y zonas con grandes fluctuaciones caracterizadas por $\alpha<2$. El rango mayor se observa a aproximadamente a las 3 semanas de desarrollo. Los resultados de ambos métodos coinciden en señalar una mayor heterogeneidad aproximadamente a las 3 semanas y una diferencia muy clara de la primer semana con respecto a las demás.

Discusión

Los resultados indican que la distribución de la biomasa es auto-similar con respecto a la escala de observación. Esto significa que si miráramos la imagen con diferentes lentes capaces de producir aumentos o reducciones observaríamos siempre una imagen semejante, dentro de un cierto rango. En el rango utilizado en este experimento 0.7 – 22 mm no hay ninguna escala preferencial, lo cual no implica que la distribución de biomasa sea homogénea y constante, sino que su irregularidad o heterogeneidad es invariante. En esas escalas actuaría un mismo conjunto de procesos que determina esta distribución característica.

¿Qué tipo de proceso ecológico puede producir este patrón en la distribución de la biomasa? Las comunidades se desarrollaron en ambientes homogéneos, por lo que en principio la heterogeneidad que se desarrolló debe ser causada por procesos biológicos generados por la misma comunidad, tales como crecimiento, competencia intra e inter-específica, hervivoría, dispersión y otros.

Los procesos generados por los individuos y su interacción pueden actuar a escalas cercanas al tamaño del individuo, como la competencia, o a escalas más gruesas, mucho mayores que la escala individual, como la dispersión. La hervivoría es un proceso que combina la escala del movimiento del herbívoro con su tamaño individual y su comportamiento.

Cada uno de estos procesos parecería producir algún tipo de preferencia en la escala debido al tipo de interacción que provoca entre los individuos, ¿la combinación de todos ellos podrá producir esta

distribución espacial de la biomasa? Si cada proceso actúa con preponderancia a una escala determinada, produciría mayor homogeneidad o heterogeneidad en esa escala y no se observaría auto-similaridad. Por un lado el crecimiento denso-dependiente y la competencia inter-especifica tenderían a formar agregaciones, zonas de concentración de biomasa. Mientras que la dispersión o el movimiento de ciertas algas tenderían a uniformizar la distribución de biomasa.

La herbivoría puede actuar aumentando o disminuyendo la heterogeneidad a diferentes escalas dependiendo de la interacción del herbívoro con el patrón de las algas (Adler et al. 2001; Sommer 2000).

La resolución espacial de este estudio depende de la resolución de la cámara utilizada, eso determina la unidad mínima que se puede distinguir en la imagen: el píxel. En este caso tuvo un tamaño de 0.17 mm; la unidad mínima que usamos para la estimación fueron 4 pixeles es decir 0.68 mm. Si lo convertimos a micrómetros nos da 680, el rango de tamaños de las algas es aproximadamente de 30 micrómetro por lo tanto sería posible que todos los procesos considerados actuaran por debajo del límite de detección de este estudio. Sin embargo, no necesariamente los patrones generados son del mismo rango de tamaño que los individuos ya que aparecen fenómenos supraindividuales.

En principio la auto-similaridad sugiere que el mismo proceso o conjunto de procesos actúa de forma similar a distintas escalas, se puede pensar en este mecanismo como una especie de cascada, o más bien como un fuego de artificio por etapas, en el que cada etapa engendra detalles más pequeños que la etapa anterior (Mandelbrot 1988).

La hipótesis que se infiere es que alguno o todos estos procesos actuando de forma local propagaría su influencia a escalas más gruesas. En base a esto último se podría interpretar esta distribución auto-similar de la biomasa utilizando la teoría de los sistemas complejos (Milne 1998).

Los patrones espaciales auto-similares aparecen en las llamadas transiciones de fase estudiadas

inicialmente en física estadística y se han aplicado a distintos sistemas en ecología (Gandhi et al. 1998; Guichard et al. 2003; Kubo et al. 1996; Loehle et al. 1996; Milne et al. 1996; Rhodes et al. 1997). Estas transiciones de fase describen el comportamiento de sistemas compuestos de entidades que interaccionan sólo con sus vecinos mas cercanos, pero existe un parámetro que influencia a todos las entidades individuales por igual, que modifica el carácter de estas interacciones locales, reforzándolas o haciéndolas más débiles según su valor. Este parámetro es el análogo a la temperatura en la transición de fases de un líquido a un gas. Un ejemplo simple de este tipo de fenómeno es el ferromagnetismo, a bajas temperaturas los átomos de hierro se alinean con los átomos adyacentes creando un campo magnético homogéneo, por lo cual podemos levantar un alfiler con cualquier imán común, se le llama a esta propiedad magnetización. Si la temperatura es alta los átomos están cada vez más perturbados por el ruido térmico y empiezan a cambiar su orientación sin importar la de los átomos vecinos y la propiedad de magnetización se pierde. Comenzando a una temperatura alta y bajándola gradualmente, a cierta temperatura la propiedad global de magnetización aparece repentinamente, esta es la temperatura crítica. Si en este punto se graficara la distribución de las orientaciones magnéticas de los átomos, esta mostraría una distribución auto-similar. A partir de una fase completamente desordenada donde no hay ninguna correlación espacial, a la temperatura crítica aparece una región límite donde coexisten el orden y el desorden apareciendo grandes áreas con la misma orientación magnética. Para entender esta transición de fases los físicos utilizaron el llamado modelo de Ising. Este es un modelo extremadamente simplificado que describe con mucha precisión esta transición de fases. A partir de esto se puede observar que estructuras correlacionadas a escalas gruesas (como son las estructuras fractales) aparecen a partir de las interacciones locales. La segunda observación es que el modelo de Ising es sorprendentemente exacto, por lo cual para entender los fenómenos en el punto critico no es necesario una descripción meticulosa del sistema (Bonabeau et al. 1997; Solé & Bascompte 2006).

En el caso del perifiton no parece ser necesaria la existencia de ningún parámetro externo, como la

temperatura, sino que la comunidad se organiza desde las primeras fases del desarrollo en una especie de estado crítico. En este sentido otro concepto de la teoría de sistemas complejos podría ser de ayuda: la auto-organización.

La auto-organización se define como un conjunto de mecanismos dinámicos por los cuales aparecen estructuras a un nivel global de un sistema a partir de las interacciones entre sus componentes de nivel inferior. Las interacciones entre las unidades constitutivas están determinadas por la información a nivel local, sin referencia al patrón global, que constituye una propiedad emergente (Solé & Bascompte 2006).

Las características de un proceso auto-organizado son: a) La creación de estructuras espacio-temporales a partir de un medio homogéneo. b) La posible existencia de varios estados estables, debido a que las estructuras emergen por la amplificación de fluctuaciones al azar. c) La existencia de bifurcaciones cuando algún parámetro es modificado. En este contexto los detalles de los individuos serían irrelevantes (Solé & Goodwin 2000).

Cuando no existe un parámetro externo que modula el sistema hacia el estado crítico sino que el mismo evoluciona hacia este por su dinámica interna se habla de criticalidad auto-organizada, esta teoría es denominada SOC (Self organized criticality) por sus iniciales en ingles, propone un escenario general para vincular los fractales con los fenómenos críticos observados en distintas áreas de la ciencia (Bak et al. 1987; Bak et al. 1988).

En los sistemas que exhiben SOC existe una fuerza externa que maneja el desarrollo del sistema y actúa lentamente, en el caso de los sistemas ecológicos se puede pensar esta como la inmigración de nuevas especies. Esta fuerza es acumulada internamente hasta cierto punto donde hay una liberación o relajación del sistema que sucede en una escala temporal mucho más corta que la acumulación, este fenómeno es llamado separación de escalas. En el caso de los sistemas ecológicos se alcanzaría un punto donde la llegada de nuevas especies desencadenaría una cascada de extinciones locales produciendo un equilibrio dinámico. Además de observarse patrones espaciales auto-similares, el

desarrollo temporal del sistema debería exhibir propiedades fractales. Si observáramos el sistema el tiempo suficiente se producirían extinciones de todos los tamaños (Solé & Goodwin 2000), estas deberían seguir una distribución del tipo ley de potencias con muchas extinciones pequeñas y unas pocas muy grandes (Levin 1999). Este tipo de fluctuaciones temporales es típica de los sistemas SOC y es llamada ruido 1/f (Gisiger 2001).

En la escala temporal de desarrollo de la sucesión ecológica no parece existir una separación de escalas temporales como la requerida en la teoría SOC (Solé et al. 2002), por otro lado se ha observado en diferentes modelos de sistemas ecológicos sin esta separación de escalas el fenómeno de auto-organización espacial similar a el descripto por SOC (Pascual et al. 2002; Lenton & van Oijen 2002). En este tipo de modelos el comportamiento temporal del sistema es también diferente mostrando oscilaciones cuya amplitud decrece a medida que observamos escalas más gruesas. Por lo tanto la investigación de las fluctuaciones temporales sería muy importante para determinar si la biomasa de perifiton se ajusta a uno u otro comportamiento. Para determinar si la biomasa se comporta como un ruido *1/f* se necesita un mínimo de 50 puntos (Miramontes & Rohani 2002), lo cual imposibilita ese análisis para la serie temporal biomasa de perifiton obtenida en este experimento. Una posibilidad sería estudiar la dinámica de estas series de biomasa a distintas escalas espaciales (Durrett & Levin 2000; Pascual et al. 2001).

Aunque los patrones observados se desarrollan en la escala temporal de una sucesión ecológica, estos patrones deberían tener una explicación en términos evolutivos. La multifractalidad es característica, aunque no exclusiva, de procesos multiplicativos jerárquicos (Chappell & Scalo 2001; Evertzs & Mandelbrot 1992; Plotnick & Sepkoski Jr. 2001). Las fuerzas evolutivas que operan a nivel de los organismos producirían una organización modular y jerárquica lo cual alejaría a los ecosistemas de la posibilidad de mostrar SOC (Levin 1999), pero estaría en total consonancia con los patrones multifractales.

Podríamos ubicar el desarrollo del perifiton dentro del marco de la inestabilidad auto-organizada

(Solé et al. 2002) que es una explicación alternativa al SOC pero con suposiciones más realistas para los sistemas ecológicos. Según este marco la complejidad ecológica se produciría a partir del conflicto entre la tendencia a una mayor diversidad y la retro-alimentación negativa producida por las interacciones entre especies. Este modelo conceptual está más orientado a la explicación de los patrones de biodiversidad y no nos lleva a inferir que procesos podrían estar actuando en los patrones espaciales obtenidos que son de biomasa.

Estudios recientes que combinan datos de campo con modelos espaciales han demostrado la importancia de las interacciones locales positivas en la generación de patrones espaciales auto-similares y auto-organizados como los que se observaron aquí (Kefi et al. 2007; Scanlon et al. 2007). Dentro del perifiton la comunidad de bacterias producen una facilitación en la colonización de nuevos sustratos por las algas (Hodoki 2005), y también existen interacciones de beneficio muto entre estas comunidades con respecto al reciclado de nutrientes (Scott et al. 2008). Luego al aumentar el grosor del perifiton las comunidades de algas podrían estar limitadas principalmente por la atenuación de la luz (Asaeda & Duong 2000). Estos mecanismos que actúan de forma local podrían ser los respectivamente los activadores e inhibidores requeridos para la formación del patrón espacial (Rietkerk & van de Koppel 2008) y el establecimiento de un régimen de criticalidad robusta. En este régimen se producen patrónes auto-similares pero no es necesario que haya grandes fluctuaciones temporales, ni cambios drásticos en cobertura de las especies, ni una sensibilidad extrema a determinadas condiciones ambientales; la criticalidad se refiere a que existe un punto crítico donde la conexión de los parches cambia radicalmente (Pascual & Guichard 2005).

Otro mecanismo posible es que la colonización en el sustrato se produzca de manera global, el perifiton podría colonizar cualquier punto con la misma probabilidad. Pero el crecimiento es local, esta combinación de factores se asemeja a la invasión de un ambiente por una especie dada con eventos de dispersión a larga distancia (Kot et al. 1996). Este tipo de invasiones produce también produce patrones espaciales auto-similares (Cannas et al. 2006) y podría estar actuando en el

perifiton.

Una modificación a considerar para nuevas investigaciones es que todos los estudios previos toman en cuenta la dinámica del sistema luego de alcanzar el equilibrio, es decir la dinámica asintótica. La sucesión de perifiton, y muchos de los sistemas naturales, no llegan a alcanzar el equilibrio por lo tanto habría que estudiar su dinámica transitoria desde la perspectiva de auto-organización y sistemas complejos.

Bibliografía

Adler, P.B., Raff, D.A. & Lauenroth, W.K., 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128, 465-479.

Aminot, A., 1983. Dosage de la chloropyhlle et des phéopigments par spectropfhotmétric. In A. Aminot & M. Chausspied, eds. *Manuel des analyses chimiques*. Milieu Marin Centre National pour L'Explotationdes Océans.

Appleby, S., 1996. Multifractal characterization of the distribution pattern of the human population. *Geographycal Analysis*, 28(2), 147-160.

Asaeda, T. & Duong, H.S., 2000. Spatial structure and populations of a periphyton community : a model and verification. *Ecological Modelling*, 133(3), 195-207.

Bak, P., Tang, C. & Wiesenfeld, K., 1988. Self-organized criticality. *Physical review A*, 38(1), 364-374.

Bak, P., Tang, C. & Wiesenfeld, K., 1987. Self-Organized Criticality: An explanation of 1/f noise. *Physical Review Letters*, 59(4), 381-384.

Biggs, B.J.F. & Smith, R.A., 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. *Limnology and Oceanography*, 47(4), 1175–1186.

Biggs, B.J.F., Stevenson, R.J. & Lowe, R.L., 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv fur Hydrobiologie*, 143(1), 21-56.

Bonabeau, E. et al., 1997. Self-Organization in Social Insects. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 188-193.

Borda-de-Água, L., Hubbell, S.P. & McAllister, M., 2002. Species-Area Curves, Diversity Indices, and Species Abundance Distributions: A Multifractal Analysis. *American Naturalist*, 159(2),

138-155.

Cannas, S.A., Marco, D.E. & Montemurro, M.A., 2006. Long range dispersal and spatial pattern formation in biological invasions. *Mathematical Biosciences*, 203(2), 155-170.

Chappell, D. & Scalo, J., 2001. Multifractal Scaling, Geometrical Diversity, and Hierarchical Structure in the Cool Interstellar Medium. *Astrophysical Journal*, 551, 712-729.

Chhabra, A.B. & Jensen, R.V., 1989. Direct determination of the f(alfa) singularity espectrum. *Physical Review Letters*, 62(12), 1327-1330.

Chhabra, A.B. et al., 1989. Direct determination of the f(alfa) singularity spectrum and its applications to fully developed turbulence. *Physical Review A*, 40(9), 5284-5294.

Chhabra, A.B. & Sreenivasan, K.R., 1991. Negative dimensions: Theory, computation, and experiment. *Physical review A*, 43(2), 1114-1117.

Davis, A. et al., 1994. Multifractal characterization of nonstationarity and intermitency in geophysical fields: observed, retrieved or simulated. *Journal of Geophysical Research*, 99, 8055-8072.

Dodds, W.K., Biggs, B.J.F. & Lowe, R.L., 1999. Photosynthesis-irradiance patterns in benthic microalgae: variations as a function of assemblage thickness and community structure. *Journal of Phycology*, 35, 42-53.

Durrett, R. & Levin, S.A., 2000. Lessons on Pattern Formation from Planet WATOR. *Journal of Theoretical Biology*, 205(2), 201-214.

Evertzs, C.J.G. & Mandelbrot, B.B., 1992. Multifractal measures. In H. -. Peitgen, H. Jurgens, & D. Saupe, eds. *Chaos and Fractals: New Frontiers of Science*. New York: Springer, pp. 921-953.

Feijoó, C.S. et al., 1999. Temporal and spatial variability in streams of a pampean basin. *Hydrobiologia*, 394, 41-52.

Gandhi, A., Levin, S.A. & Orszag, S., 1998. Critical slowing down in time-to-extinction: an example of critical phenomena in ecology. *Journal of Theoretical Biology*, 192, 363-376.

Gisiger, T., 2001. Scale invariance in biology: coincidence or footprint of a universal mechanism? *Biological Reviews*, 76, 161-209.

Grassberger, P., 1983. Generalized dimensions of strange attractors. *Physics Letters A*, 97, 227-230.

Guichard, F. et al., 2003. Mussel Disturbance Dynamics: Signatures of Oceanographic Forcing from Local Interactions. *American Naturalist*, 161(6), 889–904.

Harte, J., Kinzig, A. & Green, J., 1999. Self-Similarity in the Distribution and Abundance of Species. *Science*, 284, 334-336.

Havlin, S. et al., 1999. Application of statistical physics to heartbeat diagnosis. *Physica A*, 274, 99-

110.

Hentschel, H.G.E. & Procaccia, I., 1983. The infinite number of generalized dimensions of fractals and strange attractors. *Physica D*, 8(3), 435-444.

Hermanowicz, S.W., Schindler, U. & Wilderer, P., 1995. Fractal structure of biofilms: new tools for investigation of morphology. *Wat. Sci. Tech.*, 32(8), 99-105.

Hodoki, Y., 2005. Bacteria biofilm encourages algal immigration onto substrata in lotic systems. *Hydrobiologia*, 539(1), 27-34.

Ivanov, P.C. et al., 1999. Multifractality in human heartbeat dynamics. *Nature*, 399, 461-465.

Kefi, S. et al., 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449(7159), 213-217.

Keitt, T.H., 2000. Spectral representation of neutral landscapes. *Landscape Ecology*, 15, 479-493.

Kestener, P. et al., 2001. Wavelet-based multifractal formalism to assist in diagnosis in digitized mammograms. *Image Analysis and Stereology*, 1(20), 169-174.

Kot, M., Lewis, M.A. & van den Driesche, P., 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7), 2027-2042.

Kubo, T., Iwasa, Y. & Furumoto, N., 1996. Forest Spatial Dynamics with Gap Expansion: Total Gap Area and Gap Size Distribution. *Journal of Theoretical Biology*, 180(3), 229-246.

Lenton, T.M. & van Oijen, M., 2002. Gaia as a complex adaptive system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1421), 683-695.

Levin, S.A., 1999. *Fragile Dominion: Complexity and the commons*, Cambridge, Massachusetts: Perseus Publishing.

Loehle, C., Bai-Lian, L. & Sundell, R.C., 1996. Forest spread and phase transitions at forest-praire ecotones in Kansas, U.S.A. *Landscape Ecology*, 11(4), 225-235.

Lowe, R.L., 1996. Periphyton Patterns in Lakes. In R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, & R. L. Lowe, eds. *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. San Diego: Academic Press, pp. 341-373.

Mandelbrot, B.B., 1989. Fractal geometry: what is it, and what does it do? *Proceedings of the Royal Society of London Series A*, 423, 3-16.

Mandelbrot, B., 1988. *Los Objetos Fractales: Forma, Azar y Dimension*, Barcelona, España: Tusquets Editores.

Milne et al., 1996. Detection of critical densities associated with piñon-juniper woodlands ecotones. *Ecology*, 77(3), 805-821.

Milne, B.T., 1998. Motivation and Benefits of Complex Systems Approaches in Ecology. *Ecosystems*, 1, 449-456.

Miramontes, O. & Rohani, P., 2002. Estimating 1/f scaling exponents from short time-series. *Physica D*, 166, 147-154.

Oiwa, N.N. & Glazier, J.A., 2002. The fractal structure of the mitochondrial genomes. *Physica A*, 311(1-2), 221-230.

Pascual, M., Ascioti, F.A. & Caswell, H., 1995. Intermittency in the plankton: a multifractal analysis of zooplankton biomass variability. *Journal of Plankton Research*, 17(6), 1209-1232.

Pascual, M., Mazzega, P. & Levin, S.A., 2001. Oscillatory dynamics and spatial scale in ecological systems: the role of noise and unresolved pattern. *Ecology*, 82(8), 2357-2369.

Pascual, M. & Guichard, F., 2005. Criticality and disturbance in spatial ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(2), 88-95.

Pascual, M. et al., 2002. Cluster size distributions: signatures of self-organization in spatial ecologies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 357, 657–666.

Plotnick, R.E. & Sepkoski Jr. , J.J., 2001. A multiplicative multifractal model for originations and extinctions. *Paleobiology*, 27(1), 126-139.

Rhodes et al., 1997. On the critical behaviour of simple epidemics. *Proceedings of the Royal Society London Series B*, 264, 1639-1646.

Rietkerk, M. & van de Koppel, J., 2008. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3), 169-175.

Saravia, L.A., Giorgi, A. & Momo, F.R., 1999. A photographic method for estimating chlorophyll in periphyton on artificial substrata. *Aquatic ecology*, 33(4), 325-330.

Scanlon, T.M. et al., 2007. Positive feedbacks promote power-law clustering of Kalahari vegetation. *Nature*, 449(7159), 209-212.

Schmitt, F.G. & Seuront, L., 2001. Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A*, 301, 375-396.

Scott, T.J. et al., 2008. Does nutrient enrichment decouple algal–bacterial production in periphyton? *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 332-344.

Seuront, L. et al., 1999. Universal multifractal analysis as a tool to characterize multiscale intermittent patterns: example of phytoplankton distribution in turbulent coastal waters. *Journal of Plankton Research*, 21(5), 877-922.

Seuront, L. & Spilmont, N., 2002. Self-organized criticality in intertidal microphytobenthos patch patterns. *Physica A*, 313(3-4), 513-539.

Solé, R.V., Alonso, D. & McKane, A., 2002. Self-organized instability in complex ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 357, 667-681.

Solé, R.V. & Bascompte, J., 2006. *Self-organization in complex ecosystems*, Princeton University Press.

Solé, R.V. & Alonso, D., 1998. Random walks, fractals and the origin of rainforest diversity. *Journal of Complex Systems*, 1, 1-22.

Solé, R.V. & Goodwin, B., 2000. *Signs of life: How complexity pervades Biology*, New York: Basic Books.

Solé, R.V. & Manrubia, S.C., 1995a. Are rainforest self-organized in a critical state. *Journal of Theoretical Biology*, 173, 31-40.

Solé, R.V. & Manrubia, S.C., 1995b. Self-similarity in rain forests: Evidence for a critical state. *Physical review E*, 51(6), 6250-6253.

Sommer, U., 2000. Benthic microalgal diversity enhanced by spatial heterogeneity of grazing. *Oecologia*, 122, 284-287.

Stevenson, J.R., 1996. An Introduction to Algal Ecology in Freshwater Benthic Habitats. In R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, & R. L. Lowe, eds. *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. San Diego: Academic Press, pp. 3-30.

Vis, C. et al., 1998. Periphyton as indicator of water quality in the St. Lawrence river (Québec, Canada). *Environmental Polution*, 101, 13-24.

Vymazal, J., 1988. The use of periphyton communities for nutrient removal from polluted streams. *Hydrobiologia*, 166(3), 225-237.

Wetzel, R.G., 1983. *Limnology*, Philadelphia: W.B. Saunders Company.

CAPITULO 5

Invasión de leñosas en el parque nacional El Palmar

Introducción

En la mayoría de los sistemas naturales terrestres existe gran abundancia de especies exóticas vegetales que han sido introducidas por el hombre de manera intencional o no. La tasa de introducciones ha aumentado en estos últimos 100 años motorizada principalmente por el aumento del turismo y comercio internacional (Liebhold 2003), es decir que es otro de los efectos de la globalización de las actividades humanas (Vitousek et al. 1996). El aumento de la actividad humana también produce un incremento de los disturbios, a partir de esto las especies exóticas tienen cada vez mayor importancia en las floras regionales, ya están cubriendo vastas áreas de diferentes tipos de comunidades y localmente pueden llegar a hacerce dominantes en ellas (Meiners et al. 2002). Estas invasiones pueden afectar sistemas naturales como áreas utilizadas para agricultura y causar pérdidas económicas sobre todo donde la invasión es severa (Pimentel et al. 2000). La diseminación de especies invasivas está ampliamente reconocida como la segunda causa, luego de la destrucción del hábitat, del aumento de especies amenazadas y la extinción de especies (Simberloff 2000).

Por lo tanto, cualquier plan de preservación de las comunidades nativas lleva aparejado un manejo de estas poblaciones invasoras, para lo cual es clave entender su dinámica (Johnson et al. 2006). En el caso de sistemas cuyas escalas temporales y/o espaciales hacen difíciles la implementación de experimentos a campo, los modelos constituyen una herramienta eficaz para estudiar la estructura a largo plazo de los mismos (Conroy et al. 1995; Higgins & Richardson 1996; Higgins et al. 2000). En el caso de procesos invasivos esto se justifica aún más debido a que en cada etapa de la invasión

(desde la llegada de la planta, su establecimiento, persistencia y dispersión) los eventos estocásticos juegan un papel crucial influenciando sobre la interacción entre el invasor y la comunidad anfitriona (Mollison 1986). Muchos de estos eventos ocurren de forma infrecuente y fuera de las escalas de la mayoría de los estudios sobre invasiones, por ello los desarrollos más importantes en la ecología espacial de las invasiones surgieron a partir de la modelación matemática (Pyšek & Hulme 2005).

Existe una larga trayectoria en la aplicación de modelos a invasiones, comenzando con el trabajo de Skellam (1951) que utilizó modelos de reacción-difusión. La suposición básica de estos modelos es que las poblaciones son lo suficientemente grandes para ignorar los efectos estocásticos y que en ausencia de reproducción la abundancia de los organismos decrece en forma exponencial (Holmes et al. 1994), la dispersión y el crecimiento poblacional son independientes de la estructura poblacional y el ambiente es homogéneo. Datos empíricos de dispersión han sugerido que para un amplio rango de organismo la dispersión tiene “colas gordas”, es decir que ocurren de forma esporádica eventos de dispersión de larga distancia. Esto se puede modelar utilizando ecuaciones integrodiferenciales (Kot et al. 1996), a diferencia de los modelos de reacción-difusión que asumen que la dispersión y reproducción ocurren simultáneamente, estos modelos están divididos en dos partes en los que ocurren la dispersión y el crecimiento poblacional, según estos modelos la forma del componente de larga distancia es la que gobierna la velocidad de invasión (Kot et al. 1996; Lewis 1997; Neubert & Caswell 2000). Aunque la forma de la dispersión se ha asumido como el parámetro más importante, los modelos que no dividen en estadios la dispersión siempre sobrestiman la velocidad de invasión, esto es debido a que no todos los estadios de vida se dispersan (Neubert & Caswell 2000). Según With (2002) hay una necesidad de modelos con estructura espacial para determinar el grado en que la misma influye en los procesos de invasión. Una aproximación para ello es utilizar modelos de simulación espacialmente explícitos (Higgins et al. 1996).

El parque nacional El Palmar es donde existe la mayor invasión de especies exóticas de todos los

Espacios Naturales Protegidos dependientes de la Administración de Parques Nacionales (Micou 2003). Este parque abarca unas 8.500 hectáreas y se encuentra en la Provincia de Entre Ríos sobre la costa del Río Uruguay (31°55’ S – 58°16’ O). El paisaje es una sabana ondulada con los típicos palmares de yatay (*Syagrus yatay*) sobre las lomas. El sotobosque esta formado por pastizales que se extienden también a las zonas bajas sin cobertura arbórea. Este sistema de sabana estaba mantenido por un régimen de disturbios que históricamente incluía fuegos recurrentes y herviboría por ganado vacuno. Cuando se estableció el parque nacional, entre las primeras medidas estuvieron la supresión de los fuegos y la exclusión del ganado; esto produjo como consecuencia el crecimiento sin control de algunas poblaciones vegetales, sobre todo las leñosas exóticas (Maranta 2001).

Las especies invasoras leñosas que tienen mayor importancia son: el paraíso (*Melia azedarach*), el ligustro (*Ligustrum lucidum*), la acacia negra (*Gleditsia triacanthos*), ligustrina (*Ligustrum sinense*) y el crataegus, (*Piracantha atalantoides*), las dos especies que presentan mayor área de cobertura son el paraíso y el crataegus, siendo esta última la más difícil de controlar dado que es un arbusto espinoso muy resistente a la hervivoría, que presenta regeneración vegetativa y que tiene una excelente dispersión sobre todo por ornitocoria, aunque también la dispersan el zorro, el jabalí y los caballos (Maranta 1997).

En este trabajo se presenta un modelo estocástico con estructura espacial que simula la invasión de esta especie, se analiza la importancia de los distintos factores en la velocidad de expansión de dicho proceso y se realiza una calibración de sus parámetros con datos de campo, con el objetivo final de poder realizar algunas recomendaciones sobre el control de la especie.

Debido a escasa disponibilidad de estudios y datos sobre la especie y los procesos que intervienen se utilizó la técnica de modelado orientado al patrón, en la que datos correspondientes a distintos aspectos del sistema real son confrontados al mismo tiempo con los resultados de la simulaciones de distintos modelos alternativos (Grimm et al. 2005). Cada uno de estos modelos supone una

hipótesis de funcionamiento del sistema real. Entonces mediante este procedimiento se pueden obtener los valores de los parámetros que no se pueden estimar por falta de datos y encontrar que modelo representa mejor la estructura de los procesos en el sistema real (Kramer-Schadt et al. 2007).

Materiales y Métodos

Modelos

La construcción de modelos es un procedimiento iterativo, donde inicialmente se simplifican al máximo todos los procesos que interactúan con el sistema. Luego se estudia el comportamiento del modelo, lo cual lleva a la generación de hipótesis que pueden ser comparadas con datos experimentales o de campo. La falsificación de estas hipótesis genera modificaciones y/o agregados al modelo inicial con lo cual se vuelve a iniciar el proceso. En este caso nos encontramos en las primeras etapas por lo se simplificó el sistema lo más posible de acuerdo con el principio de parsimonia (Anderson & Burnham 2001).

Modelo determinístico

Comenzamos formulando la versión determinística del modelo. Consideraremos una grilla de celdas cuadradas cada una de las cuales representa una población local de individuos y está en contacto con sus ocho vecinos más cercanos. Dividimos a la población en dos clases, juveniles con número $n(t)$, y adultos con número $N(t)$. La dinámica local de cada celda está gobernada por las siguientes ecuaciones:

$$\frac{dn}{dt} = BN - \left(g + d_0 + d_1 N\right) n \qquad (1)$$

$$\frac{dN}{dt} = gn - DN \qquad (2)$$

donde *B* es el número de juveniles producidos por adulto y por unidad de tiempo que logra sobrevivir desde la germinación, *g* es la tasa de maduración de los juveniles, $d_0 + d_1 N$ es la tasa per capita de mortalidad de los juveniles y *D* la de los adultos. Asumimos que todos los procesos son densoindependientes excepto la tasa per capita de mortalidad de los juveniles que se incrementa debido a la competencia con los adultos, por lo cual aquellos individuos que crecen en terrenos libres tendrían mayor probabilidad de supervivencia; esto funciona en el modelo como regulador de la población.

Este modelo se aplica a cada población local de la grilla y las poblaciones locales se conectan entre sí mediante la dispersión de propágulos. La dispersión de la especie se simula teniendo en cuenta que del total de semillas producidas por un adulto una fracción $1-\alpha$ se depositará en la celda de origen mientras que una fracción α se distribuirá en igual proporción entre los ocho vecinos más cercanos. Esto equivale a una discretización del operador de difusión (Solé & Bascompte 2006). De esta forma el modelo resulta:

$$\frac{dn_{ij}}{dt} = B\left((1-\alpha) N_{ij} + \frac{\alpha}{8} \sum N_{ij}\right) - \left(g + d_0 + d_1 N_{ij}\right) n_{ij} \qquad (3)$$

$$\frac{dN_{ij}}{dt} = gn_{ij} - DN_{ij} \qquad (4)$$

Donde $\sum N_{ij}$ significa suma de todos los adultos que se encuentran en las ocho celdas contiguas a la *(i,j)*, es decir, que no tiene en cuenta en la dispersión los eventos de larga distancia.

Las suposiciones más importantes que hace este modelo en ecuaciones diferenciales son: tratar a los individuos como infinitesimales o a la población como infinita y suponer que no hay ninguna variación estocástica ambiental ni hay variaciones entre el comportamiento de cada individuo. Aunque el estudio de este tipo de modelos puede servir como base para entender el comportamiento del sistema al tratar de compararlo con valores de los procesos reales estimados en campo es necesaria la inclusión de múltiples factores que son desconocidos, para ello es necesaria una representación estocástica (Dennis et al. 1995), la cual también se recomienda para el estudio de modelos de invasiones (Clark et al. 2001).

Modelo completamente estocástico

Se reformuló el modelo considerando cada individuo y la probabilidad de los eventos que se producen, manteniendo la estructura introducida para el modelo de ecuaciones diferenciales, luego se realizaron simulaciones estocásticas de tipo montecarlo y se procedió a realizar un análisis de sensibilidad de este modelo como primer paso del estudio.

Todos los eventos posibles, los efectos sobre los números poblacionales y las probabilidades relativas de ocurrencia se resumen en la siguiente tabla:

Evento	Efecto	Probabilidad
Nacimiento	$\left(n_{ij}, N_{ij}\right) \rightarrow \left(n_{ij}+1, N_{ij}\right)$	$B\left((1-\alpha)N_{ij}+\frac{\alpha}{8}\sum\right.$
Muerte juvenil	$\left(n_{ij}, N_{ij}\right) \rightarrow \left(n_{ij}-1, N_{ij}\right)$	$\left(d_0+d_1 N_{ij}\right)n_{ij}/R$
Muerte adulto	$\left(n_{ij}, N_{ij}\right) \rightarrow \left(n_{ij}-1, N_{ij}\right)$	DN_{ij}/R
Maduración	$\left(n_{ij}, N_{ij}\right) \rightarrow \left(n_{ij}-1, N_{ij}+\right.$	gn_{ij}/R

Donde $R=B\left((1-\alpha)N_{ij}+\frac{\alpha}{8}\sum N_{ij}\right)+\left(d_0+d_1 N_{ij}\right)n_{ij}+DN_{ij}+gn_{ij}$, este valor

representa todos los eventos posibles, por ello se usa como denominador para obtener las probabilidades de cada evento en particular.

El esquema de simulación consiste en escoger uno de los eventos posibles de acuerdo a sus probabilidades relativas suponiendo que se distribuyen de manera uniforme en el intervalo cero-uno. Luego se actualiza el tiempo teniendo en cuenta que el intervalo entre eventos como: $\Delta t = \ln(u)/R$, donde u es un número aleatorio entre cero y uno escogido con una distribución uniforme (Berec 2002; Renshaw 1993).

Análisis de sensibilidad del modelo completamente estocástico

Debido a que el tiempo de cálculo se incrementa notablemente con el aumento del tamaño de la grilla, se consideró una grilla de 20x20 celdas, con una población inicial de 40 individuos adultos en su centro. De esta forma se disminuyen casi totalmente los efectos de borde, logrando resultados realistas con tiempos de calculo manejables. Para medir la velocidad de la especie se tomó el tiempo para el cual la mitad de la grilla tiene al menos un individuo adulto. Dado un conjunto de valores de los parámetros, cada simulación numérica es una réplica independiente.

Para este análisis se obtuvo un conjunto de parámetros a partir de datos de campo obtenidos para la evaluación del control con fuego de esta especie (Ver apéndice 1). Se sumaron la densidad de crataegus de tamaño grande (mayor de 4 metros de diámetro) y mediano (entre 2 y 4 metros de diámetro) evaluada en el grado de invasión mas severo y se la tomó como la densidad de adultos. Luego la densidad de individuos chicos (menor de 2 metros de diámetro) se tomó como la densidad de juveniles. En el estadio de invasión severa la cobertura de crataegus es mayor al 80% por lo que se asumió que la población se encontraba en equilibrio y se utilizó el modelo determinístico sin dispersión para ajustar los parámetros mediante cuadrados mínimos, esta es una estimación gruesa que no obstante permite realizar el análisis de sensibilidad. Luego se aumento y se disminuyó en

aproximadamente un 30% a cada parámetro para obtener los niveles “alto” y “bajos” de cada uno (Tabla 1). Para todas las combinaciones posibles se realizaron 10 simulaciones y se obtuvo la velocidad de invasión calculada como $\frac{\sqrt{A}}{t}$, donde *t* es el tiempo en años para el cual los adultos ocupaban la mitad del área disponible, y A es el área ocupada.

Se realizó una ANOVA utilizando un diseño completamente aleatorizado de 6 factores, correspondiendo cada factor a un parámetro del modelo. Para simplificar al máximo el análisis y la cantidad de replicas necesarias se utilizaron solo dos niveles para cada factor. Este tipo de diseño es llamado genéricamente 2k, porque cada réplica completa requiere 2 x 2 x …x 2 = 2^k observaciones. Este diseño es particularmente útil cuando se quiere investigar el efecto de muchos factores, porque provee la menor cantidad de replicas con la cual se pueden estudiar k factores en un diseño factorial completamente aleatorizado. En este caso en particular se requieren $2^6 = 64$ observaciones para lograr una replica completa del experimento, en este análisis se realizaron 10 réplicas es decir un total de 640 simulaciones. Los datos fueron transformados utilizando logaritmos para cumplir las suposiciones del ANOVA.

Tabla 2.Descripción de parámetros y valores utilizados en el análisis de sensibilidad del modelo estocástico de la invasión de crataegus.

Parámetro	Descripción	Bajo	Medio	Alto
g	*Tasa de maduración de Juveniles*	0.06	0.09	0.12
d_0	*Mortalidad denso-independiente de Juveniles*	0.035	0.050	0.065
d_1	*Mortalidad denso-dependiente de Juveniles.*	0.004	0.006	0.008
B	*Tasa de reclutamiento de Juveniles*	6.44	9.20	11.96
D	*Tasa de mortalidad de adultos*	0.05	0.075	0.10
α	*Tasa de dispersión de Juveniles*	0.35	0.50	0.65

Modelo con estocacidad log-normal

Para realizar comparaciones con los datos de campo se asumió un tamaño de 1 hectárea para cada celda, el área necesaria para simular la invasión en el Palmar requiere un tamaño de grilla de 100x60 que equivalen a 6000 hectáreas. La superficie del parque es de 8500 hectáreas pero en una superficie de 6000 ha se puede incluir holgadamente la porción del Palmar que ha sufrido la invasión de crataegus. Al aumentar el tamaño de la grilla el tiempo de simulación aumentó de tal manera que resultaba imposible realizar la cantidad de simulaciones necesaria para comparar el modelo con los datos. Por ello se aproximó el modelo completamente estocástico agregando un término de aleatorio con una distribución log-normal al modelo determinístico. Este tipo de termino aleatorio es utilizado generalmente para modelos poblacionales logísticos (Hilborn & Mangel 1997), en este caso también se justifica porque en el análisis de la varianza que se realizó en la parte de análisis de sensibilidad tuvo que realizarse una transformación logarítmica para que se cumplieran los supuestos del ANOVA, lo cual sugiere que la estructura del error modelo

completamente estocástico se puede aproximar con una distribución log-normal.

Para realizar las simulaciones las ecuaciones se discretizaron utilizando un paso de tiempo pequeño *h* que se tomó de 0.01, para una mayor claridad no se escribieron los subindices *i*,*j* que representan cada subpoblación:

$$n_{t+h} = \left[n_t + \left[BN_\alpha - \left(g + d_0 + d_1 N \right) n \right) h \right] \mathrm{e}^{z_n \sigma_n - \frac{\sigma_n^2}{2}} \qquad (5)$$

$$N_{t+h} = \left[N_t + \left[gN - DN \right) h \right] \mathrm{e}^{z_N \sigma_N - \frac{\sigma_N^2}{2}} \qquad (6)$$

Donde N_α es el termino de dispersión de la ecuación (3), Z_n y Z_N son variables aleatorias que siguen una distribución normal con media cero y desviación dada por σ_n y σ_N respectivamente.

Los valores de las desviaciones se fijaron en σ_n=0.01 y σ_N =0.001 para emular la variabilidad observada en el modelo completamente estocástico. Se estableció ademas que si luego de haber sumado el termino aleatoria la población no superaba el valor de 0.01 se fijaba en 0, como *h* es de 0.01 esto es equivalente a suponer que si hay menos de un individuo la población es cero, es decir que aproxima el comportamiento del modelo completamente estocástico de tomar los individuos como números enteros.

Confrontación con los datos

Se tomaron los parámetros utilizados para el análisis de sensibilidad y se construyeron rangos aumentando y disminuyendo entre un 50% y 80% el valor de cada parámetro de acuerdo a la importancia observada en el análisis de sensibilidad. A partir de estos se obtuvieron 1200 conjuntos de parámetros muestreando al azar con probabilidad uniforme e independiente para cada parámetro (Wiegand et al. 2004). Debido a que no conocemos exactamente las densidades al inicio de la invasión estas deben ser estimadas como un parámetro más (Tabla 2) ya que pueden ser muy

importantes para los resultados; esto es debido a que no se está analizando el comportamiento del modelo en el equilibrio sino que está en su fase transiente (Berec 2002). Se asumió un foco principal de invasión que corresponde a la intendencia del parque y posicionado ¾ de la población inicial a 40 celdas (4 Km) de la parte superior del área de simulación y en la primera columna comenzando desde la derecha, además se situó un foco secundario de ¼ de la población inicial a 60 celdas de la parte superior sobre la misma columna, este último corresponde al paraje denominado Prefectura (Ver apéndice figura A1).

Se realizaron 3 simulaciones para cada uno de estos resultando en un total de 3600 simulaciones. Esta cantidad de repeticiones se justifica debido a que se observó en simulaciones previas que para la mayoría de las predicciones del modelo el coeficiente de variación se mantienen entre el 8% y el 1%, excepto para una de ellas que es de menos del 15% (la densidad de adultos en el grado de invasión leve) y que el aumento de repeticiones a un numero de 10 no disminuye sustancialmente estos valores.

Las simulaciones se filtraron utilizando criterios de intervalos binarios (Komuro et al. 2006; Reynolds & Ford 1999), la ventaja de este tipo de criterios para comparar los datos es que ignoran pequeñas diferencias entre los resultados de distintas parametrizaciones, tratando de manera uniforme los resultados próximos al valor requerido. Esto les confiere robustez, sobre todo cuando los criterios están diseñados para capturar un proceso ecológico cuyos valores específicos son inciertos.

Los criterios se basaron en los datos disponibles tomados por Maranta (1997) y Ruiz Selmo et al. (2000), que se reproducen parcialmente en los apéndices con permiso de los autores.

Se fijó como tiempo de inicio de la invasión el momento del retiro del ganado ejecutado por parques nacionales en 1971 (Maranta 2001),esta medida tomada con la intención de conservar la flora produjo una abrupta disminución de los consumidores primarios lo cual disparó el crecimiento sin control de algunas poblaciones vegetales, especialmente las leñosas exóticas.

No se tomó en cuenta la posible existencia de una fase de retardo (lag-phase) debido a que estas pueden ser una creación de los investigadores (Pyšek & Hulme 2005) y a que es muy difícil de distinguir entre una única fase exponencial de crecimiento y una fase de retardo unida a una fase de crecimiento (Williamson et al. 2005).

Se tomaron las densidades de las áreas severamente invadidas (grados 2 y 3 sumados) muestreadas en 1996 y se comparó con la densidades del modelo para adultos y juveniles luego de la estabilización del frente de invasión a los 26 años de simulación del modelo. Se tomó como individuos juveniles a los de clase “chica” y como individuos adultos a los de clase “mediana” y “grande” (ver apéndice 1). También se comparó la densidad de las áreas levemente invadidas con la densidad en el frente de invasión (Grado 1).

Tabla 3.Descripción de parámetros y valores utilizados en las simulaciones para la primera confrontación con los datos.

Parámetro	Descripción	Min.	Max.	Paso
g	*Tasa de maduración de Juveniles*	0.018	0.16	0.01
d_0	*Mortalidad denso-independiente de Juveniles*	0.010	0.075	0.005
d_1	*Mortalidad denso-dependiente de Juveniles.*	0.001	0.011	0.001
B	*Tasa de reclutamiento de Juveniles*	1.840	16.56	0.50
D	*Tasa de mortalidad de adultos*	0.015	0.114	0.005
α	*Tasa de dispersión de Juveniles*	0.10	0.90	0.05
densIni	*Densidad inicial*	40	200	20

Para tomar estos datos del modelo se utilizó un observador virtual que realiza una caminata al azar desde el centro del área simulada y muestrea sin reposición 10 celdas, las que asigna al grado de invasión según la densidad de adultos observada: si es menor de 700 ind/ha asigna grado 1 (leve) , si es mayor de 1100 ind/ha asigna grado 2 (severo), esta clasificación está basada en los mismos

datos de Maranta (1997). Si luego de recorrer 20 veces el área no encuentra al menos 7 celdas con estas características para ambos grados retorna 0, estas parametrizaciones son filtradas como inválidas.

A partir de los mapeos de la especie realizados con sensores remotos (Ruiz Selmo et al. 2000) se comparó el numero de hectáreas invadidas en dos años: 1985 y 1994. La cantidad de hectáreas obtenida mediante sensores remotos representa la invasión a partir de un 20% de la cobertura de crataegus, estimada visualmente. Para estimar la cobertura en el modelo se utilizó la densidad de juveniles y adultos de crataegus, asumiendo un diámetro medio para juveniles de 2 m y para adultos de 3.8 m. Luego se registró la cantidad de hectáreas que superaran el 20% de cobertura.

Los intervalos binarios se generaron sumando y restando la desviación estándar en el caso de las densidades y para la cantidad de hectáreas invadidas se tomó la década donde se encontraba el valor de campo (Tabla 3).

A partir de estos criterios se obtiene un conjunto de parámetros que representa un ajuste del modelo a los datos experimentales. Este ajuste es llamado indirecto porque no se realiza a partir de datos experimentales tomados con el propósito de ajustar los parámetros sino que se basa en predicciones del modelo. El uso de criterios múltiples previene la propagación del error como podría suceder con el uso de criterios agregados o puntuales (Wiegand et al. 2003).

Tabla 4. Criterios binarios para ajustar el modelo a los datos experimentales, se selecciono el conjunto de parámetros que cumple con todos o con la mayor parte de los criterios. Las densidades se tomaron a 26 años del inicio de la invasión.

Criterio	Descripción	Min.	Max.
1	*Densidad de adultos, grado de invasión leve.*	205	620
2	*Densidad de adultos, grado de invasión severa.*	1100	2270
3	*Densidad de juveniles, grado de invasión leve.*	20	450
4	*Densidad de juveniles, grado de invasión severa.*	600	2280
5	*Hectáreas ocupadas luego de 14 años*	290	300
6	*Hectáreas ocupadas luego de 23 años*	350	360

Luego de obtener el conjunto de parámetros que cumpla con todos o con la mayoría de los criterios se debe analizar si el rango de parámetros utilizado es adecuado, si la estructura del modelo es adecuada y si los criterios son válidos (Reynolds & Ford 1999). Si es necesario realizar modificaciones y luego volver a realizar la confrontación con los datos completando un ciclo de modelado orientado al patrón (Grimm et al. 2005).

Resultados

Análisis de sensibilidad

Todos los efectos principales resultaron altamente significativos ($p<0.001$), siendo los parámetros que más influenciaron la velocidad de invasión: la tasa de maduración de los juveniles *g*, el reclutamiento de juveniles *B* y la tasa de dispersión de los juveniles α(Figura 1). Los dos primeros incrementaron la velocidad en aproximadamente un 40 % y el último en un 24 %. Los aumentos en los parámetros de mortalidad juvenil y adulta: d_0, d_1 *y D* aunque fueron significativos disminuyeron la velocidad en un porcentaje mucho menor, entre el 1% y el 2%.

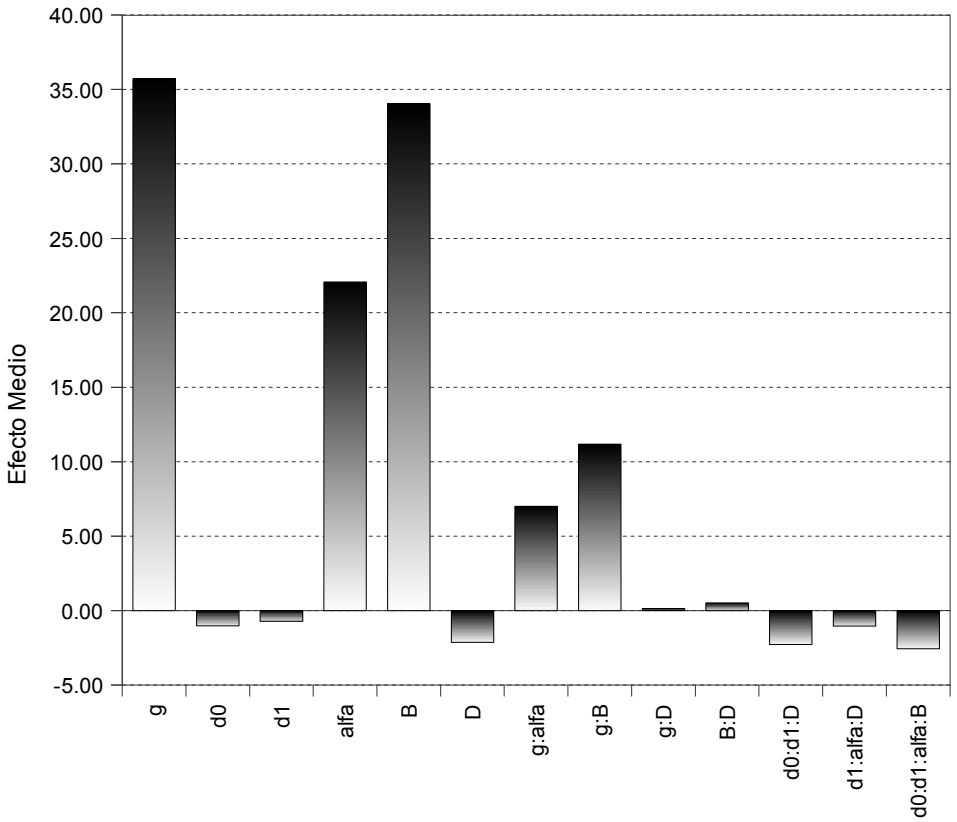


Figura 9.Efecto medio para cada factor e interacciones significativas (P<0.05) sobre la velocidad de invasión medida en metros/año. El efecto medio se calculó como la diferencia entre el promedio de las corridas con el nivel de parámetro bajo y alto.

Las interacciones dobles gxα, gxd_0, gxB *y* gxD, fueron significativas pero solamente gxB y gxαfueron importantes con un 16% y 9% de incremento sobre la velocidad. Las otras interacciones significativas fueron: las triples d_0xd_1xD y d_1xαxD con un efecto de alrededor del 2% y 1% respectivamente y la interacción cuádruple d_0xd_1xαxB con un efecto del 3%.

Una de las aplicaciones del análisis de sensibilidad es guiar la recolección de nuevos datos de campo. Al detectar que parámetros o combinación de parámetros influyen más en el resultado del modelo, se puede dirigir el esfuerzo de muestreo hacia la estimación más precisa de estos. Las interacciones en este caso no son de gran importancia puesto que los diferentes niveles de los parámetros que participan de ella no modifican sustancialmente los efectos en la velocidad de invasión. Claramente los parámetros en los que se debería invertir mayor esfuerzo de muestreo son g, B y α.

Confrontación con los datos

Ningún conjunto de parámetros cumplió con todos los criterios, por ello se buscó el conjunto de parámetros que cumpliera con el mayor número de criterios al mismo tiempo. Este conjunto es llamado “de Pareto” y es el más importante para analizar los posibles cambios en el modelo (Reynolds & Ford 1999) . Este conjunto es el que cumple todos los criterios menos el 3 y el 5 (tabla 3), que llamamos CS35 y está formado por 37 simulaciones, que corresponden a 14 parametrizaciones diferentes. Al ser pocas repeticiones se prefirió utilizar los datos completos en vez de las medias para cada parametrización en el análisis, esto también puede dar una idea de cuando las predicciones del modelo son más variables analizando si todas las simulaciones para una parametrización cumplieron con los criterios o no.

Como primer paso se analizaron los criterios binarios 5 y 6 cuyos límites habían sido determinados de forma arbitraria. Estos límites se calcularon utilizando las parametrizaciónes que cumplieron los criterios pero modificando la forma en que se determinó la cantidad de hectáreas invadidas. Originalmente estas se calcularon a partir de que la cobertura de la especie fuese mayor a un 20%. Para establecer el límite superior se volvieron a realizar las simulaciones pero asumiendo una cobertura del 15% al calcular la superficie invadida y para establecer el límite inferior se asumió una cobertura del 25%. Esta es una manera de tener en cuenta los posibles errores en el proceso de determinación de la superficie invadida mediante las imágenes satelitales (Apéndice 2) y también el posible error en el cálculo de la cobertura al asumir un diámetro medio uniforme para juveniles y

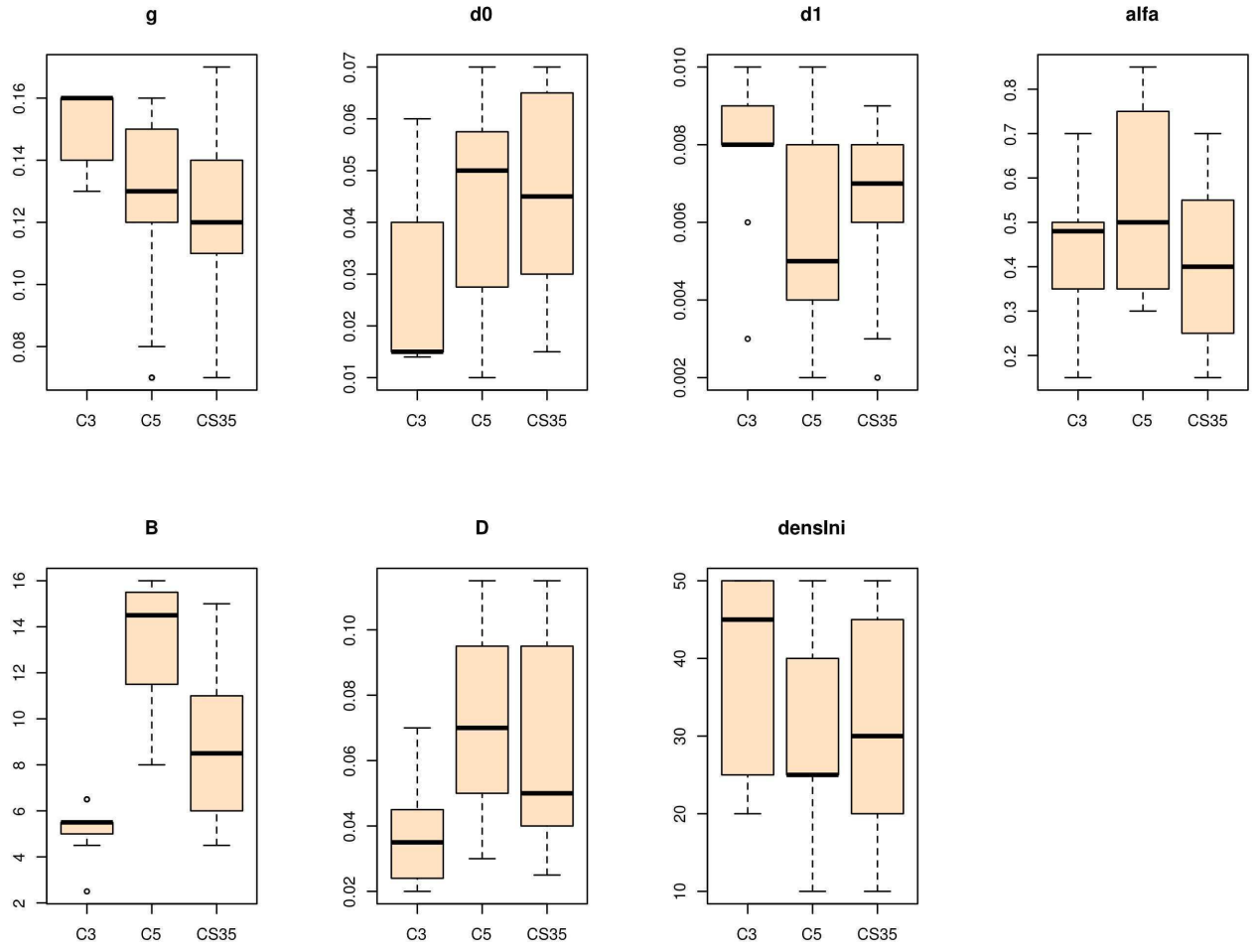


Figura 10.Parámetros para las simulaciones que cumplieron con el criterio 3 ampliado (C3), el criterio 5 (C5) y los que cumplieron con todos los otros criterios menos el 3 y el 5 (CS35).

adultos (ver Métodos). El resultado para el criterio 5 fue de un mínimo de 283 ha y un máximo de 301, para el criterio 6 se obtuvieron 249 y 366 ha respectivamente. Luego de aplicar los criterios con esta modificación no se observó ninguna diferencia sustancial en los resultados, estos valores se siguieron utilizando en el resto de la investigación.

Para analizar las posibles causas por las cuales el modelo no cumple con todos los criterios se compararon contra el CS35 los criterios 3 (C3) y 5 (C5). El criterio 5 resultó en 51 simulaciones y 19 parametrizaciones. Ninguna simulación cumplió con C3, para observar el comportamiento de los parámetros con respecto a este criterio se aumentó el limite superior hasta 650 ind/ha, se obtuvieron 13 simulaciones y 6 parametrizaciones.

Al comparar los rangos de los parámetros que cumplieron estos criterios (Figura 2) se observó que C3 ampliado tiende a diferenciarse en los parámetros g d_1 y B. El parámetro g tiende a estar sobre el limite superior de su rango (Tabla 2), esto podría ser una indicación de que el rango para este parámetro debería ser ampliado, pero no se observa lo mismo para el conjunto de Pareto, que es el más importante para detectar estas situaciones.

El conjunto C5 y CS35 abarcan prácticamente el mismo rango de parámetros aunque ninguna simulación cumple con ambos al mismo tiempo esto se debe a la presencia de interacciones.

La separación de los criterios es más evidente en la interacción $\alpha x B$ (Figura 3), podrían existir interacciones de orden superior como lo sugiere el análisis de sensibilidad, por ejemplo en $\alpha x d_1$ .se separan los criterios pero existe un leve solapamiento que podría deberse a este tipo de interacción.

El hecho que ningún conjunto satisfaga el C3 original y los parámetros B, d1 y g apuntan a una deficiencia en la dinámica de los juveniles, por otro lado la dificultad para satisfacer el criterio C5 al mismo tiempo que los otros y la interacción $\alpha x B$ apuntan hacia una deficiencia en la dispersión.

Para solucionar la primera de estas deficiencias se modificó la estructura del modelo. Los datos sugieren la existencia de un efecto Allee en la mortalidad de juveniles, también llamado efecto

nodriza para poblaciones de plantas leñosas (Riginos et al. 2005). El efecto nodriza ha sido observado para una especie arbustiva similar que es invasora en otras zonas (Giantomasi et al. 2008; Tecco et al. 2006), pero se refiere a una interacción positiva entre especies invasoras (Nuñez et al. 2008; Simberloff & Holle 1999), aquí se sugiere la hipótesis de un efecto nodriza intra-específico.

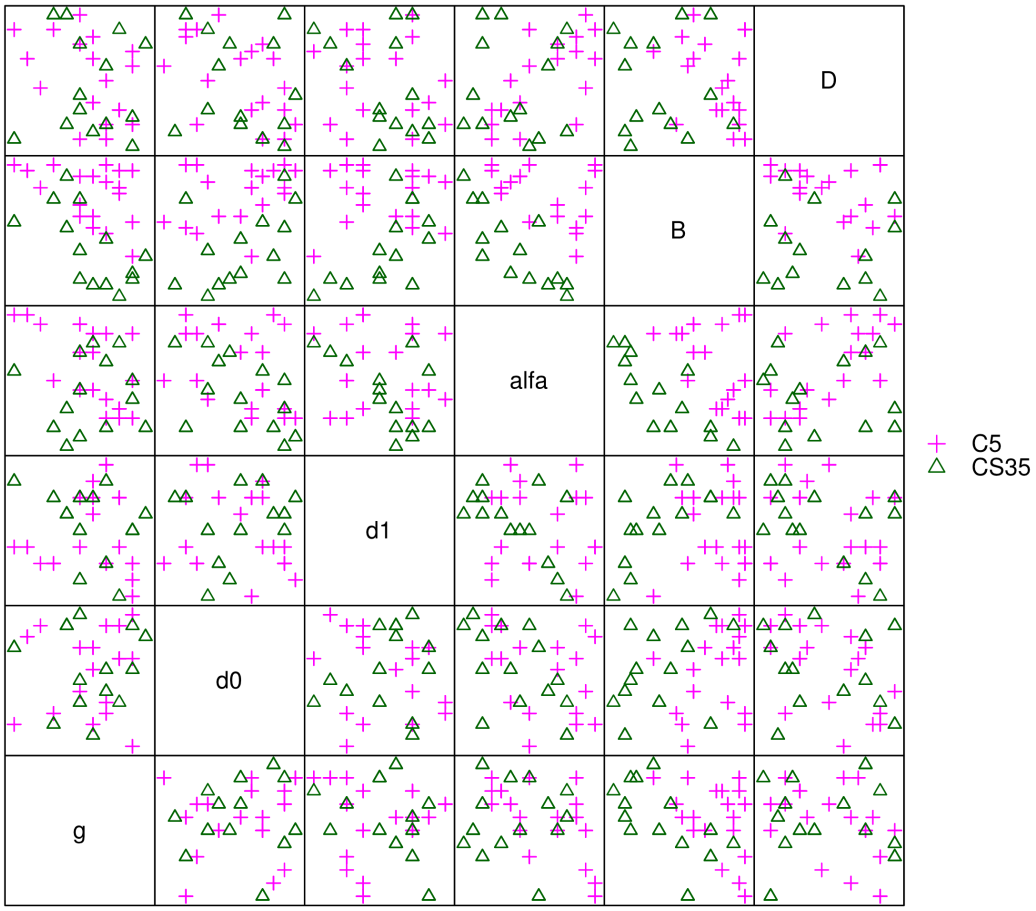


Figura 11.Interacciones entre los conjuntos de parámetros que cumplen los criterios 5 (C5) y aquellos que cumplen todos los criterios menos el 3 y el 5 (CS35).

Para ello se agregó un término cuadrático a la mortalidad densodependiente (Boukal & Berec 2002), este permite que a bajas densidades de adultos la mortalidad de juveniles sea alta, que luego descienda al haber una protección de los individuos juveniles por los adultos y que finalmente aumente debido a los efectos de la competencia. Esta es la ecuación 3 modificada:

$$\frac{dn}{dt} = BN_{\alpha} - \left(g + d_0 + d_1 (N - d_2)^2\right) n \qquad (7)$$

Donde N_{α} es el termino de dispersión de la ecuación (3) y los subindices no se escribieron para mayor claridad. Luego se volvieron a realizar las simulaciones, al agregarse un parámetro se aumentó el número de parametrizaciones a 1600.

Para solucionar la deficiencia en dispersión se probaron dos formas de agregar los eventos de dispersión a larga distancia que habían sido dejados de lado inicialmente. La primera es utilizando una función de dispersión potencial inversa (Clark et al. 2005).

La proporción de propágulos que se dispersan αen vez de distribuirse en las ocho celdas contiguas, se distribuye con la siguiente función: $\frac{A}{r^{\alpha_1}}$, donde r es la distancia entre la celdas destino y origen, A es una constante de normalización y α_1 es el parámetro que regula como disminuye la proporción de propágulos con la distancia, cuando mayor α_1 más rápido disminuye esta. Esta función no se puede normalizar para valores de α_1 menores que 2 y para valores mayores que 4 la distribución se puede aproximar por una distribución normal y no es de larga distancia (Cannas et al. 2006), por lo tanto el rango de variación de este parámetro para las simulaciones fue entre 2 y 4. En las simulaciones dispersión se truncó al llegar a un máximo de 10 sitios, es decir que la máxima distancia de dispersión es de 1Km. Al agregarse otro parámetro más se aumentó el número de simulaciones a 2000.

La segunda forma es permitiendo que una pequeña fracción de la población se disperse hasta una distancia máxima *dMax* siguiendo una distribución uniforme (Johnson et al. 2006; Purves et al. 2007) y esta se agrega a la dispersión sobre las 8 celdas vecinas planteada al inicio. La ecuación 7 modificada es:

$$\frac{dn}{dt} = B\left((1-\alpha-\beta)N + \frac{\alpha}{8}\sum N + \beta N_r\right) - \left(g + d_0 + d_1(N-d_2)^2\right)n \qquad (8)$$

Donde β es la proporción de propágulos que se dispersan por eventos de larga distancia y N_r es la población que está a una distancia r desde la que se produce el evento de dispersión, el parámetro *dMax* se fijó en 40 celdas que equivalen a 4 km. También se realizaron 2000 simulaciones porque la cantidad de parámetros para ambos modelos con dispersión modificada es la misma.

Confrontación con los datos: modelo con efecto Allee

El modelo modificado pudo satisfacer con el C3 y también con los otros criterios de manera individual, pero no pudo satisfacer con todos los criterios simultáneamente. Para el C3 se obtuvieron 105 simulaciones y 57 parametrizaciones diferentes, esto implica que hubo una mayor variabilidad porque en muchos caso de las tres repeticiones solo una pudo cumplir con el criterio.

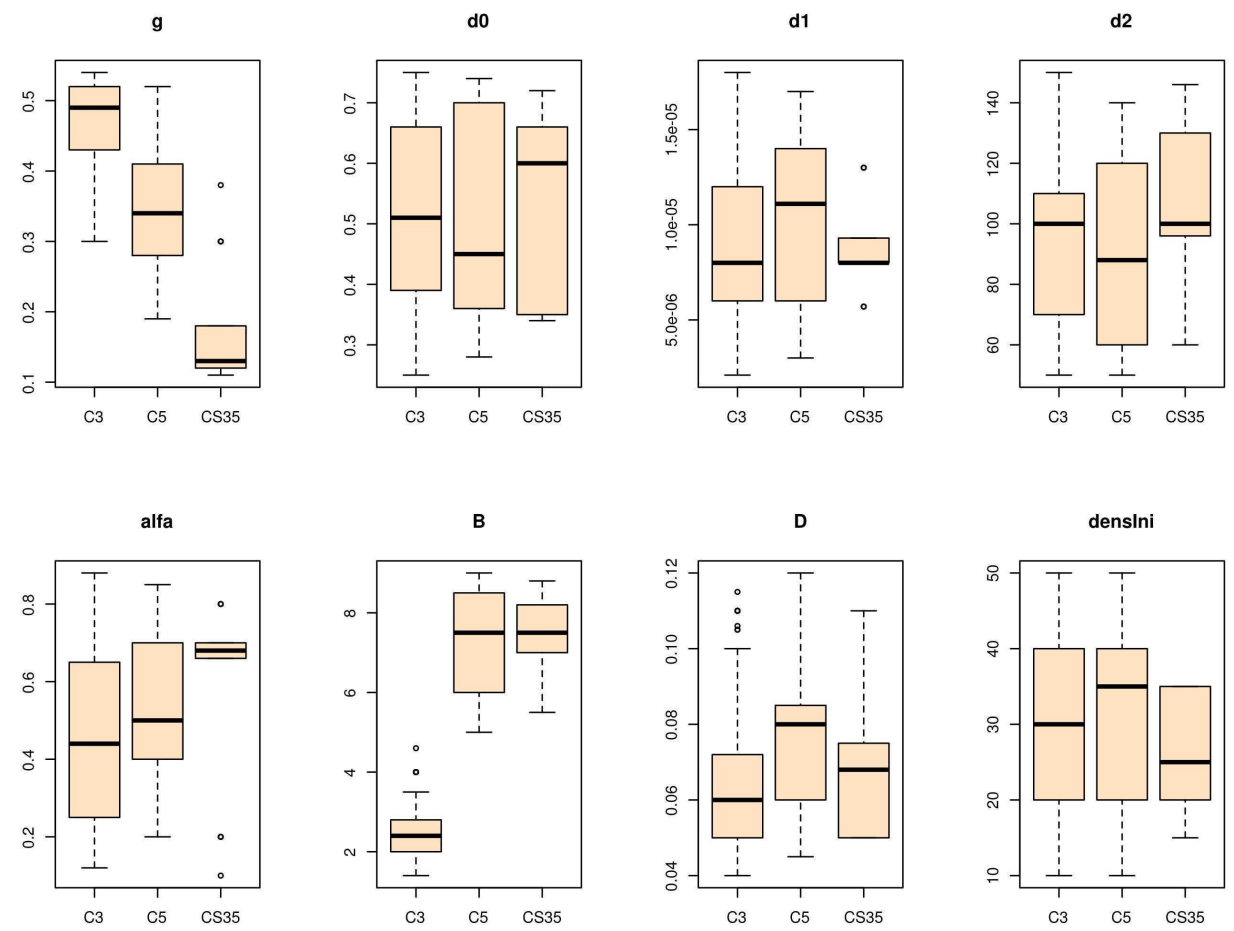


Figura 12.Conjuntos de parámetros para las simulaciones con efecto Allee en la mortalidad de juveniles que cumplieron con el criterio 3 (C3), el criterio 5 (C5) y los que cumplieron con todos los otros criterios menos el 3 y el 5 (CS35).

Este aumento de la variabilidad es esperable dado que este criterio mide la densidad de juveniles en las cercanías del frente de invasión.

El conjunto de Pareto volvió a estar compuesto por aquellas simulaciones que cumplieron con todos los criterios menos el 5 y el 3 (CS53). Estuvo compuesto por 19 simulaciones y 7 parametrizaciones distintas, es decir que su nivel de variabilidad es semejante al observado en la primera confrontación, la mayoría de las 3 simulaciones de una parametrización entraron en el criterio.

El C5 estuvo compuesto por 63 simulaciones y 23 parametrizaciones diferentes.

La comparación de los rangos de parámetros para los tres criterios (Figura 4) muestra que en el parámetro *g* el CS35 se diferencia claramente de los otros, en realidad este efecto se debe a la ampliación del rango para el parámetro *g*, si se compara con la confrontación anterior el rango de *g* para el CS35 se mantiene en los mismos valores. El parámetro αpresentó un rango de valores más restringido que en la confrontación anterior, lo mismo sucede con d_1, pero ello se debe al bajo número de parametrizaciones que cumplieron con el CS35, esto fue probablemente provocado por el cambio en el rango del parámetro *g*. Con respecto a C3 el parámetro *B* mantuvo su diferenciación.

En general la única mejora del modelo producida por el agregado del efecto Allee fue que pudo cumplir claramente con el C3.

Confrontación: modelo con efecto Allee y dispersión potencial inversa

Se observa un resultado similar al anterior: no cumple con todos los criterios al mismo tiempo, si cumple con cada criterio en forma individual. El conjunto de Pareto es el mismo (CS35), compuesto por 10 simulaciones y 5 parametrizaciones, la variabilidad es mayor debido al agregado de la dispersión de larga distancia. Para el C3 se obtuvieron 130 parametrizaciones y 69

parametrizaciones; y para el C5 se obtuvieron 30 simulaciones y 16 parametrizaciones. Al comparar los rangos de parámetros para los tres criterios se observa un patrón similar a los anteriores con respecto a los parámetros *g* y *B* (Figura 5).

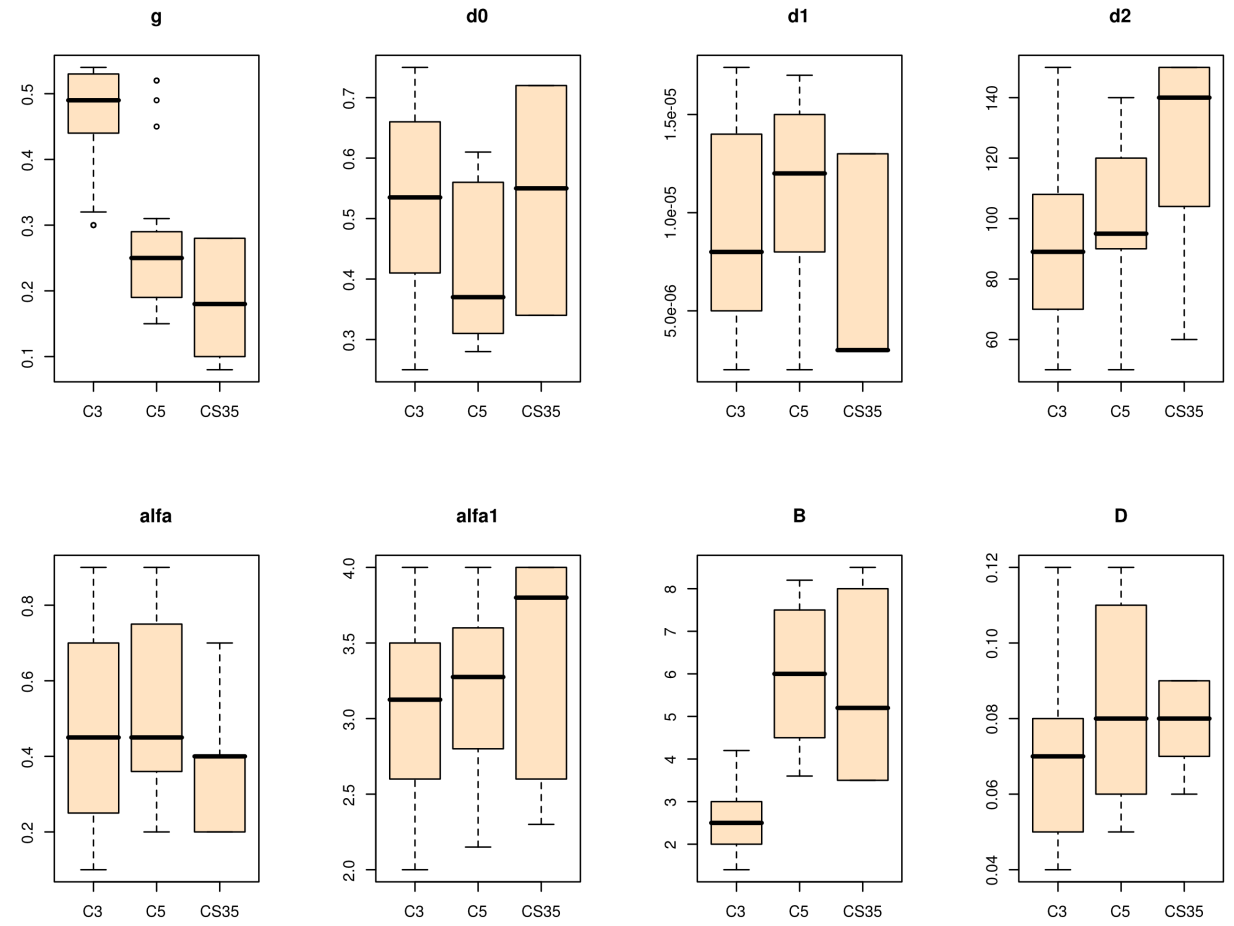


Figura 13.Conjuntos de parámetros para las simulaciones con efecto Allee en la mortalidad de juveniles y dispersión de larga distancia potencial inversa, que cumplieron con el criterio 3 (C3), el criterio 5 (C5) y los que cumplieron con todos los otros criterios menos el 3 y el 5 (CS35). El parámetro densIni no se graficó debido a que seguía el mismo patrón que en los casos anteriores y no aportaba mayor información.

El parámetro αtiende a ser menor para el conjunto de Pareto, es decir que con la posibilidad que se dispersen a mayor distancia la proporción que se dispersa es menor. El parámetro α_1 tiende a valores altos, es decir que los eventos de dispersión a larga distancia son infrecuentes y por lo que tiende a parecerse al modelo sin dispersión de larga distancia. Por otro lado hay una interacción

entre el parámetro α y α_1, cuando la proporción que se dispersa es baja tiende a dispersarse a mayor distancia y α_1 es más bajo. El parámetro d_1 que regula el grado de disminución de la mortalidad con la presencia de individuos adultos tiende a ser más bajo. La dispersión a larga distancia tiende a disminuir el efecto Allee.

Confrontación: modelo con efecto Allee y dispersión de larga distancia uniforme

El resultado es similar a los dos anteriores, el conjunto de Pareto (CS35) está, compuesto por 6 simulaciones y 4 parametrizaciones, la variabilidad es aún mayor que antes, pero el efecto más importante es la reducción en el tamaño de este conjunto, esto puede haber sido debido al aumento en la extrema sensibilidad en los parámetros αy β, producida por esta forma de modelar los eventos de larga distancia. El conjunto C3 se compuso de 168 simulaciones y 94 parametrizaciones, y para el conjunto C5 se obtuvieron 27 simulaciones y 19 parametrizaciones.

Los rangos de los parámetros para los 3 criterios tienen un comportamiento similar al caso anterior excepto en los rangos de los parámetros B y α que se redujeron considerablemente debido al aumento de la sensibilidad previamente mencionado (Figura 6), esta forma de dispersión es quizás más adecuada para modelar la dispersión por eventos accidentales muy raros probablemente provocados por el hombre, en ese caso el rango del parámetro β debería ser mucho menor (<0.01), pero en simulaciones previas se observó que con estos niveles el observador virtual raramente podía encontrar las densidades requeridas.

Confrontación: comparación entre modelos

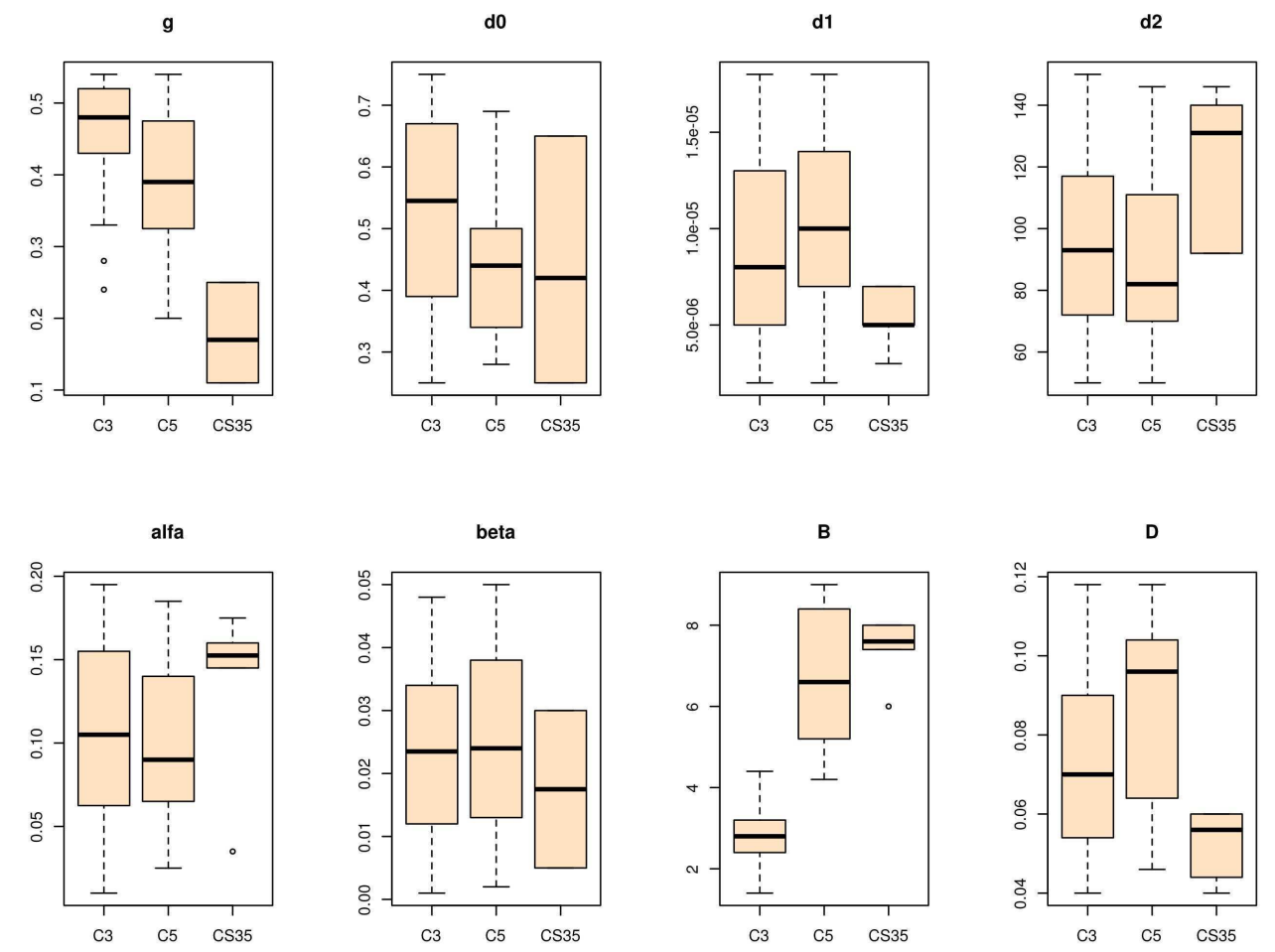


Figura 14.Conjuntos de parámetros para las simulaciones con efecto Allee en la mortalidad de juveniles y dispersión de larga distancia uniforme, que cumplieron con el criterio 3 (C3), el criterio 5 (C5) y los que cumplieron con todos los otros criterios menos el 3 y el 5 (CS35). El parámetro densIni no se graficó debido a que seguía el mismo patrón que en los casos anteriores y no aportaba mayor información.

Ninguno de los modelos propuestos cumplió con todos los criterios al mismo tiempo, el conjunto de Pareto, es decir el conjunto que cumple con mayor cantidad de criterios, se mantuvo idéntico para todos ellos (CS35). El primer modelo tuvo el mayor porcentaje de simulaciones que cumplieron con el conjunto de Pareto (Tabla 4), pero en inicialmente no cumplió con el criterio 3 que corresponde a la densidad de juveniles en el grado de invasión leve. Para descartar la posibilidad de que el primer modelo pueda cumplir con el C3 se volvieron a ejecutar las simulaciones con el rango del parámetro *g* modificado hacia valores mayores: 0.1 a 0.4. Se observó que sí cumple el C3 y que los demás resultados se mantienen similares, el porcentaje es el tabulado en la tabla 4. Por lo tanto este criterio

no discrimina entre el modelo original y los que tienen agregado el efecto Allee en la mortalidad de juveniles. Los demás modelos tuvieron un porcentaje mucho menor en CS35.

Las parametrizaciones que cumplieron con los distintos criterios tuvieron comportamientos

Criterio / Modelo	Densidad de Juveniles Grado 1	Has. invadidas a 14 años	Has. invadidas a 23 años	Porcentaje de simulaciones que cumplen con el criterio
C3				
Modelo 1	373.53	111.98	340.29	3.36
Modelo 2	384.81	69.05	231.05	2.19
Modelo 3	383.99	133.17	711.78	2.17
Modelo 4	403.47	41.48	670.15	2.80
C5				
Modelo 1	1559.96	292.92	716.13	2.11
Modelo 2	1170.41	292.46	729.86	1.31
Modelo 3	923.67	292.80	1188.20	0.50
Modelo 4	483.24	290.89	5528.70	0.45
CS35				
Modelo 1	1033.34	118.19	357.22	0.89
Modelo 2	1353.01	108.68	355.05	0.40
Modelo 3	1353.01	61.10	354.8	0.17
Modelo 4	1377.38	63.17	357.5	0.10

Tabla 5.Medias de las predicciones más importantes de los diferentes modelos para los distintos criterios y porcentaje de simulaciones que cumplen con el conjunto de Pareto. El criterio 3 (C3) es el que corresponde a una densidad de Juveniles para el grado de invasión 1 entre 20 y 450 ind/ha. El criterio 5 (C5) corresponde a una cantidad de has. ocupadas a los 14 años de iniciada la invasión entre 283 y 301. El conjunto de Pareto (CS35) es el que cumple con todos los criterios menos el 3 y el 5. El modelo 1 es el definido en métodos como modelo con estocacidad log-normal, el modelo 2 es el que tiene agregado el termino Allee en la mortalidad de juveniles, el modelo 3 ademas de lo anterior tiene adicionada dispersion de largo alcance con una distribución potencial inversa y el modelo 4 cambia la dispersión de larga distancia por una distribución uniforme.

antagónicos con respecto a las predicciones que definían los mismos criterios. Por ejemplo la densidad de juveniles en el grado de invasión leve que define el C3 tiene valores mucho más altos para las parametrizaciones del C5 y las del CS35. En el caso del C5 que está definido por la cantidad de has. ocupadas a los 14 años, para los C3 y CS35 tuvo valores menores a la mitad de los

correspondientes al C5. El criterio 6 (C6) está definido por las has. invadidas a los 23 años con un máximo de 366, los resultados de esta variable para las parametrizaciones C5 son mucho mayores. Estas predicciones antagónicas sugieren o una modificación estructural en el modelo o que no todo el hábitat es invasible por el crataegus. Por ejemplo, suponiendo que el hábitat invasible correspondiera a un 30% el modelo 3 podría cumplir con C5 y C3 al mismo tiempo.

Discusión

El análisis de sensibilidad nos puede indicar cuales serian las estrategias más adecuadas para frenar la invasión. Este análisis señala que aumentar en un 50 % la mortalidad de los adultos y/o juveniles no tendría el mayor efecto en la velocidad de la invasión. En este caso aumentar la mortalidad significa aplicar algún tratamiento químico o de alguna otra naturaleza que elimine al crataegus, pero para que sea efectivo este tratamiento debería tener en principio una efectividad mayor al 50 % o habría que aplicarlo de manera que afecte también a los otros parámetros que tienen mayor influencia la velocidad de invasión.

Una forma sería tratar de disminuir α eliminando los juveniles que se encuentran en las zonas periféricas del área invadida, también se podría aplicar selectivamente a los individuos juveniles que están por llegar a adultos reduciendo así g. La tercera opción sería tratar de reducir B aplicando el tratamiento a los individuos que han sido reclutados recientemente a la clase de los juveniles. Estas serían estrategias para frenar el avance de la invasión con el menor costo y no para erradicar definitivamente la plaga. Para este segundo objetivo seria más útil examinar el efecto de la variación de los parámetros del modelo en la densidad de adultos y juveniles ya que el objetivo sería disminuir la densidad de crataegus a cero.

Estas conclusiones coinciden con otros estudios realizados más en detalle para encontrar las

estrategias más rápidas y efectivas con respecto al costo. Tanto Moody & Mack (1988) como Higgins et al. (2000) llegan a una conclusión similar: se debería empezar por limpiar las zonas de baja densidad de juveniles.

Luego de este análisis se parametrizó el modelo de la invasión de crataegus (*Pyracantha atalantoides)* en el Parque Nacional El Palmar. Se utilizaron datos que no fueron obtenidos para estimar los parámetros sino que formaban parte de otros estudios con respecto a la invasión de la especie (Maranta 1997; Ruiz Selmo et al. 2000). Para ello se aplicó una técnica que permite la estimación indirecta de los parámetros basada en las predicciones del modelo, esta técnica es llamada modelado orientado al patrón (POM por sus siglas en ingles)(Kramer-Schadt et al. 2007). La aplicación de esta técnica empieza en la formulación del modelo y esta debe desarrollarse mediante la formulación de hipótesis sobre las estructuras y procesos necesarios para describir los patrones observados. De esta forma se logra un modelo que contiene los elementos estructurales claves del sistema real (Wiegand et al. 2003). En este caso los patrones observados eran los datos demográficos y las hectáreas invadidas, basándose en ello se formuló un modelo simple de la dinámica poblacional que incluyera estructura espacial.

Luego se generaron múltiples hipótesis incluyendo diferentes alternativas en los procesos del modelo. Este paso de formular distintas variantes que compitan entre sí es importante debido a que ha sido señalado como más eficiente para el avance del conocimiento (Platt 1964), básicamente debido a que al existir diferentes explicaciones posibles no nos apegamos a ninguna en especial y ello nos fuerza a ver el problema desde diferentes ángulos (Chamberlin 1897; Hilborn & Mangel 1997). En este sentido se generaron a partir del modelo inicial tres alternativas incluyendo un efecto Allee en la mortalidad de los juveniles y dos tipos de dispersión de larga distancia: siguiendo una distribución potencial inversa y siguiendo una distribución uniforme.

Ninguna de las alternativas propuestas (incluyendo el modelo original) pudo cumplir con todos los patrones derivados de los datos de campo. Pero se obtuvo un conjunto de parámetros que cumplían

con 4 criterios simultáneamente, este conjunto se mantuvo idéntico para todos los modelo propuestos con respecto a los parámetros que se cumplieron pero varió con respecto a la cantidad de simulaciones. El mayor porcentaje de simulaciones lo tuvo el modelo original, sumado a que es el modelo que tiene menos parámetros, por el principio de parsimonia este es el modelo que mejor representa los datos analizados. Este trabajo puede servir de punto de partida para realizar técnicas más formales de selección de modelos utilizando máxima verosimilitud y el criterio de información de Akaike (Johnson & Omland 2004), se prefirió la aproximación utilizada porque revela mayor información con respecto a cuales son las deficiencias que pueden existir.

La inclusión en el análisis de un modelo con efecto Allee es importante al evaluar distintas estrategias de control. Hay dos clases de efecto Allee: fuerte y débil (Wang et al. 2002). En un efecto Allee fuerte la tasa de crecimiento de la población se vuelve negativa si está por debajo de un valor límite y la población se extingue. En un efecto Allee débil la tasa de crecimiento disminuye pero nunca se vuelve negativa, este es el caso para crataegus. Cuando se presenta el efecto fuerte la erradicación de la especie es más sencilla porque sólo es necesario reducir la población por debajo del límite (Liebhold & Bascompte 2003). En el caso de que existiera un efecto leve la estrategia optima de erradicación varía según el presupuesto disponible (Taylor & Hastings 2004). Con un presupuesto alto es más conveniente eliminar primero los focos principales y luego los secundarios, con un presupuesto bajo conviene empezar por los secundarios. Con los datos disponibles no se puede aseverar la presencia de un efecto Allee por lo tanto las recomendaciones serían las mismas que las obtenidas por el análisis de sensibilidad: primero controlar los focos más recientes o secundarios.

Esta es una recomendación general, un análisis más exhaustivo debería considerar distintos aspectos, por ejemplo los costo que se requieren para encontrar y desplazarse hasta los focos secundarios, si estos son altos controlar los focos primarios podría ser más eficiente (Wadsworth et al. 2000). Por ello se debería realizar simulaciones utilizando el modelo con los parámetros

ajustados para establecer una estrategia definitiva, sin embargo este modelo no podría ser utilizado sin modificaciones para este fin debido a que no simula correctamente el desarrollo de la invasión: si predice correctamente la cantidad de hectáreas invadidas en 1985 (criterio 5) falla en exceso por más del doble al predecir las hectáreas invadidas en 1994 (criterio 6) e inversamente. Una de las posibles explicaciones es que no se incluyeron en el modelo los distintos hábitats que hay en el parque y su diferente invasibilidad. El crataegus invade en las zonas que no hayan sufrido incendios frecuentes (Ruiz Selmo et al. 2000),si este ambiente ocupara un 30% de la superficie disponible el modelo con efecto Allee y dispersión potencial inversa podría cumplir con con ambos criterios al mismo tiempo. Para averiguarlo es indispensable realizar las simulaciones incluyendo la estructura espacial del ambiente.

Otra explicación es la posible existencia de múltiples focos, aunque esto también estaría relacionado con los distintos ambientes del Parque. Antes de que se retirara el ganado el crataegus podría haber ocupado en bajas densidades ambientes favorables a los cuales no llegaran los herbívoros, al ser estos retirados esos sitios funcionaron como focos múltiples de invasión. Estos pueden acelerar en gran medida la velocidad de invasión (With 2002), además simulaciones previas mostraron que entre 1 foco de invasión y 2 focos, tal como se utilizó en el capitulo, pueden haber diferencias de un 80% en las hectáreas invadidas, aunque prácticamente no se producen diferencias en las densidades de crataegus.

Otra vía posible de exploración para mejorar el ajuste del modelo sería agregar el efecto Allee en el reclutamiento, es decir en el parámetro *B*, este se modificaría siendo menor en zonas no colonizadas y aumentando con la densidad de adultos hasta cierto punto. También se podrían considerar el efecto de las otras especies que invaden el Parque principalmente el paraíso (*Melia azedarach*) el cual podría llegar a crecer dentro de los arbustos de crataegus y luego reemplazarlo; también se podría agregar la dinámica de las palmas (*Butia yatai*), esta podría agregarse en una versión simplificada considerando la longevidad de la especie (Cannas et al. 2003).

Con respecto al criterio 3, que corresponde a la densidad de juveniles para el grado de invasión leve, no sería tan crítico porque ya el autor del muestreo original (Ver Apéndice 1) se plantea que las bajas densidades de juveniles pueden deberse a diferencias en el establecimiento y desarrollo de las plantas debidas a los distintos ambientes. Es decir que lo que se muestreo como una zona de invasión leve podría ser una zona menos invadible y no correspondía a una zona recientemente invadida como asumimos en el modelo. Esta suposición se basa en que las proporciones de adultos y juveniles se mantienen similares en los distintos grados de invasión (Maranta 1997).

En conclusión un paso fundamental para que el modelo presentado aquí seria agregar la distribución espacial de los ambientes que presenten una invasibilidad diferencial, el modelo está preparado para ello ya es que es espacialmente explicito. Otra aporte importante sería realizar muestreos de campo de la densidad de crataegus pero georeferenciando la posición, entonces se podría comparar sin ambigüedades con el modelo. Y por último habría que establecer una equivalencia cuantitativa entre la cobertura que es detectada por los sensores remotos y la densidad, ya que este es el dato que maneja el modelo, eso disminuiría el error producido al comparar las hectáreas invadidas.

Bibliografía

Anderson, D.R. & Burnham, K.P., 2001. Commentary on Models in Ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 82(2), 160-161.

Berec, L., 2002. Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling*, 150, 55–81.

Boukal, D.S. & Berec, L., 2002. Single-species Models of the Allee Effect: Extinction Boundaries, Sex Ratios and Mate Encounters. *Journal of Theoretical Biology*, 218(3), 375-394.

Cannas, S.A., Marco, D.E. & Páez, S.A., 2003. Modelling biological invasions: species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. *Mathematical Biosciences*, 183(1), 93-110.

Cannas, S.A., Marco, D.E. & Montemurro, M.A., 2006. Long range dispersal and spatial pattern formation in biological invasions. *Mathematical Biosciences*, 203(2), 155-170.

Chamberlin, T.C., 1897. The method of multiple working hypotheses. *Journal of Geology*, 5, 837-848.

Clark, C.J. et al., 2005. Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology*, 86(10), 2684-2694.

Clark, J.S., Lewis, M.A. & Horvath, L., 2001. Invasion by Extremes: Population Spread with Variation in Dispersal and Reproduction. *American Naturalist*, 157(5), 537-554.

Conroy, M.J. et al., 1995. Parameter estimation, reliability, and model improvement for spatially explicit models of animal populations. *Ecological Applications*, 5(1), 17-19.

Dennis, B. et al., 1995. Nonlinear demographic dynamics: mathematical models, statistical methods, and biological experiments. *Ecological Monographs*, 65(3), 261-281.

Giantomasi, A. et al., 2008. Canopy effects of the invasive shrub Pyracantha angustifolia on seed bank composition, richness and density in a montane shrubland (Córdoba, Argentina). *Austral Ecology*, 33(1), 68-77.

Grimm, V. et al., 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*, 310(5750), 987-991.

Higgins, S.I. & Richardson, D.M., 1996. A review of models of alien plant spread. *Ecological Modelling*, 87, 249-265.

Higgins, S.I., Richardson, D.M. & Cowling, R.M., 1996. Modeling invasive plant spread: the role of plant-environment interactions and model structure. *Ecology*, 77(7), 2043-2054.

Higgins, S.I., Richardson, D.M. & Cowling, R.M., 2000. Using a dynamic landscape model for planning the management of alien plant invasions. *Ecological Applications*, 10(6), 1833-1848.

Hilborn, R. & Mangel, M., 1997. *The ecological detective*, Princeton University Press.

Holmes, E.E. et al., 1994. Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology*, 75(1), 17-29.

Johnson, D.M. et al., 2006. Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature*, 444(7117), 361-363.

Johnson, J.B. & Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(2), 101-108.

Komuro, R., Ford, E.D. & Reynolds, J.H., 2006. The use of multi-criteria assessment in developing a process model. *Ecological Modelling*, 197(3-4), 320-330.

Kot, M., Lewis, M.A. & van den Driesche, P., 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7), 2027-2042.

Kramer-Schadt, S. et al., 2007. Patterns for parameters in simulation models. *Ecological Modelling*, 204(3-4), 553-556.

Lewis, M.A., 1997. Variability patchiness and jump dispersal in the spread of an invading population. In D. Tilman & P. Kareiva, eds. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, pp. 46--69.

Liebhold, A.M., 2003. Alien species, agents of global change: Ecology and management of the gypsy moth in North America as a case history. In N. Kamata, ed. *Proceedings International Symposium of the Kanazawa University 21st Century COE Program*. Japan: Kanazawa University.

Liebhold, A. & Bascompte, J., 2003. The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters*, 6(2), 133-140.

Maranta, A., 2001. Informe de Gestión: El control de leñosas exóticas en el Parque Nacional El Palmar (2001-2010). Documento interno de la APN.

Maranta, A., 1997. Invasión de crataegus (Pyracantha cfr. atalantoides) y alternativas de control con fuego en el Parque Nacional El Palmar. Documento interno de la APN.

Meiners, S.J., Steward T. A. Pickett & Mary L. Cadenasso, 2002. Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. *Ecography*, 25(2), 215-223.

Micou, A.P., 2003. *Riesgo ambiental por invasiones biológicas en una zona con alto valor de conservación: Las cuencas de El Palmar. Entre Ríos.* Tesis de Licenciatura en Geografía. Universidad de Buenos Aires.

Mollison, D., 1986. Modelling biological invasions: chance, explanation, prediction. *Phil.Trans.R.Soc.Lond.B*, 314, 675-693.

Moody, M.E. & Mack, R.N., 1988. Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology*, 25, 1009-1021.

Neubert, M.G. & Caswell, H., 2000. Demography and Dispersal: Calculation and Sensitivity Analysis of Invasion Speed for Stage-Structured Populations. *Ecology*.

Nuñez, M.A., Relva, M.A. & Simberloff, D., 2008. Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. *Austral Ecology*, 33(3), 317-323.

Pimentel, D. et al., 2000. Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. *BioScience*, 50(1), 53-65.

Platt, J.R., 1964. Strong Inference: Certain systematic methods of scientific thinking may produce much more rapid progress than others. *Science*, 146(3642), 347-353.

Purves, D.W. et al., 2007. Environmental Heterogeneity, Bird-Mediated Directed Dispersal, And Oak Woodland Dynamics In Mediterranean Spain. *Ecological Monographs*, 77(1), 77-97.

Pyšek, P. & Hulme, P.E., 2005. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: Linking pattern to

process. *Ecoscience*, 12(3), 302-315.

Renshaw, E., 1993. *Modelling biological populations in space and time*, Cambridge University Press.

Reynolds, J.H. & Ford, E.D., 1999. Multi-criteria assessment of ecological process models. *Ecology*, 80(2), 538-553.

Riginos, C. et al., 2005. Context-dependent interactions between adult shrubs and seedlings in a semi-arid shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 16(3), 331-340.

Ruiz Selmo, F.E. et al., 2000. Monitoring the invasion of woody exotic species in the "El Palmar" National Park (Argentina) using remote sensing. In *85th Annual Meeting of the Ecological Society of America*. Snowbird, USA.

Simberloff, D. & Holle, B.V., 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1(1), 21-32.

Simberloff, D., 2000. Nonindigenous species: a global threat to biodiversity and stability. In P. H. Raven, N. R. C. (. B. O. Biology, & T. Williams, eds. *Nature and human society*. National Academies Press, pp. 325–334.

Skellam, J., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38, 196-218.

Solé, R.V. & Bascompte, J., 2006. *Self-organization in complex ecosystems*, Princeton University Press.

Taylor, C.M. & Hastings, A., 2004. Finding optimal control strategies for invasive species: a density-structured model for Spartina alterniflora. *Journal of Applied Ecology*, 41(6), 1049-1057.

Tecco, P.A. et al., 2006. Positive interaction between invasive plants: The influence of Pyracantha angustifolia on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology*, 31(3), 293-300.

Vitousek, P.M. et al., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5), 468-478.

Wadsworth, R.A. et al., 2000. Simulating the spread and management of alien riparian weeds: are they out of control? *Journal of Applied Ecology*, 37(suppl.1), 28-38.

Wang, M., Kot, M. & Neubert, M.G., 2002. Integrodifference equations, Allee effects, and invasions. *Journal of Mathematical Biology*, 44(2), 150-168.

Wiegand, T. et al., 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 100(2), 209-222.

Wiegand, T., Revilla, E. & Knauer, F., 2004. Dealing with Uncertainty in Spatially Explicit Population Models. *Biodiversity and Conservation*, 13(1), 53-78.

Williamson, M. et al., 2005. On the rates and patterns of spread of alien plants in the Czech Republic, Britain, and Ireland. *Ecoscience*, 12(3), 424-433.

With, K.A., 2002. The Landscape Ecology of Invasive Spread. *Conservation Biology*, 16(5), 1192-1203.

Conclusiones

El mapa no es el territorio. Esta frase fue acuñada por Alfred Korzybsky (1933), usada por él como metáfora para explicar como el lenguaje constituye un mapa usado por las personas para representar la realidad que perciben. La frase tiene que ver con el espacio físico y se puede interpretar en el contexto de la ecología y los modelos (también en el contexto de la filosofía de la ciencia). Significa que los modelos son siempre una representación inexacta de la realidad. La naturaleza nos puede sorprender en cualquier momento con un comportamiento inesperado, un detalle que no habíamos tenido en cuenta, que no era importante, que no era visible, entonces comprendemos que el modelo estaba mal o peor aún que una teoría completa estaba mal, pero eso ya lo sabíamos desde el principio aunque muchas veces tendemos a olvidarnos de ese detalle.

¿Cuándo vamos a necesitar el espacio para explicar o entender los fenómenos de interés en ecología? Básicamente cuando exista una distribución heterogénea de los individuos o recursos, o de las relaciones entre individuos, o de las relaciones entre individuos y recursos, en resumen parece ser una cuestión de homogeneidad y heterogeneidad. Mirando a nuestro alrededor la homogeneidad parece algo salido de un libro de matemáticas; en efecto, si miramos en la naturaleza o en las construcciones humanas siempre se podremos encontrar algo diferente que rompe con la uniformidad. En el fondo es una cuestión de escala, relacionado con el aumento con el que miramos el sistema, es decir lo que estamos estudiando, según ese cambio de escala percibiremos al sistema como homogéneo u heterogéneo. Entonces la cuestión es: cómo los individuos ven la heterogeneidad y cómo responden a ella.

En el primer capítulo de la tesis exploramos que sucedía al simular modelos con estructura espacial explicita, en este caso la introducción, quizás inadvertida, de un orden arbitrario en la respuesta de los individuos, puede llevarnos a conclusiones equivocadas. Por ello sería muy importante publicar

o hacer disponible de alguna manera el código del software con el que se realizan las simulaciones. Esta no es una práctica muy extendida actualmente. Peor aún es que algunas veces la información dada en las publicaciones científicas no alcanza para producir las simulaciones realizadas y esto provoca que no se puedan reproducir los resultados. Repetir o confirmar un estudio que hizo otra persona no es una práctica común en ecología, pero en todo caso es algo deseable, principalmente porque otorga transparencia a la investigación. En este caso los individuos que necesitamos “ver” la heterogeneidad (el código fuente) somos los investigadores.

En el segundo capítulo exploramos como detectar si los individuos se molestan o no, si se sienten cuando están cerca, se “extrañan” cuando están lejos, o se ignoran completamente; es posible que en ciertos casos puedan estar muy cerca e ignorarse o estar bastante lejos y quererse mucho. Es decir que no siempre la distancia es un indicador de la interacción que está sucediendo entre los individuos, en principio si están muy cerca podría suponerse que hay algún grado de cooperación y si están alejados competencia.

El capítulo explora si las consecuencias de las interacciones entre individuos (principalmente árboles u otros individuos sésiles) se pueden detectar mirando su disposición espacial. Si nosotros no tenemos mucha información de lo que ocurre entre individuos vamos a suponer que no hay interacciones y por lo tanto que se van a ubicar en cualquier lugar sin importar si están cerca o lejos de otro, esto establece una base para realizar comparaciones. Entonces si están muy juntos comparando contra esta distribución podemos decir que interaccionan de forma positiva y si están muy separados que interaccionan de forma negativa, pero esto puede ser engañoso por las razones que enumeramos anteriormente y eso es lo que confirmamos en este capitulo. Si analizáramos a la especie humana de acuerdos a cuan juntos están, nos parecería que cooperan, porque vivimos en ciudades con altas densidades de población. Aunque a veces no sea aparente, siempre existe algo de cooperación.

El tercer capítulo tiene que ver con la escala de observación, si nosotros observamos el tránsito de

personas en una ciudad, a la mañana vemos que van hacia el centro y a la noche vemos que vuelven a la periferia, si nuestro experimento empezara un lunes y terminara un viernes podríamos decir que: luego de analizar el tránsito durante cinco días la gente siempre va hacia el centro a la mañana y vuelve a la periferia a la noche. Si cambiamos la escala de observación para incluir el sábado y el domingo nos damos cuenta que no siempre es así. Algo parecido sucede en ecología, se puede estar estudiando un sistema durante mucho tiempo y pensar que siempre es así y sacar conclusiones pero en realidad puede pasar algo inesperado, el equivalente a un corte de avenida o un paro sorpresivo de trenes en el ejemplo simple de la ciudad. También podría suceder que las personas decidieran quedarse a dormir en el trabajo, para afianzar los lazos laborales, allí estaríamos en presencia de un cambio cambio que no es producido por causas externas sino por el comportamiento de las personas. Este capítulo explora que importancia pueden tener estos cambios inesperados producidos por el comportamiento interno del sistema y cuan a menudo suceden en ecología. Sobretodo cuando hay muchos componentes que interaccionan en el espacio. La conclusión es que esto no debería suceder muy a menudo, pero que es importante al estudiar un sistema natural asumir que lo que vemos hoy puede ser diferente, debido a causas internas o externas.

El capitulo cuatro también trata de distintas escalas, para ejemplificarlo vamos a hablar de cosas redondas o esféricas. En el sistema solar existen planetas que giran alrededor del sol, si cambiamos la escala en quince órdenes de magnitud, podemos ver que en los átomos hay cosas pequeñas, los electrones, que se mueven alrededor de cosas más grandes, el núcleo. A escala humana también hay cosas pequeñas que se mueven alrededor de cosas más grandes, aunque los límites no son tan claros esto podría decirse sobre los empleados de una empresa multinacional, o una familia, o una gran ciudad que atrae trabajadores rurales. Cuando fenómenos similares se repiten a distintas escalas de observación se dice que hay un fractal. Eso es lo que tratamos de ver aplicado a un sistema en particular: el verdín de la pileta. El verdín de la pileta es algo muy resbaloso, muchos lo hemos sufrido al pisar piedras en las costas de lagos o mares, se trata de un conjunto de algas muy

pequeñas que crecen mucho aferradas a algo. En este capítulo demostramos que el verdín cuando crece forma fractales y sugerimos algunos mecanismos por los cuales éstos se pueden producir.

En el capítulo cinco dejamos un poco la cuestión de la escala para ocuparnos de algo que puede pasar en la fila esperando el colectivo (autobús) y es que se meta alguien adelante, también puede suceder cuando uno va manejado el auto y deja un espacio precautorio con el auto de adelante, suele pasar que viene alguien apurado y se mete entre medio. Este fenómeno de que alguien aparece en un lugar donde pensamos que no debería estar llevado al terreno de la biología se llamó invasiones biológicas y las estudiamos para el caso del Parque Nacional El Palmar en Entre Ríos. Donde debería estar el palmar están apareciendo arbustos y árboles provenientes de otras regiones del mundo y nos planteamos ajustar una herramienta que sirve para predecir el avance de la invasión o definir una estrategia de control. Como sucedía en el capitulo 2, si no se tienen muchos datos acerca de lo que pasa en el sistema es difícil establecer un patrón exacto; para aprovechar al máximo los datos disponibles utilizamos técnicas que tratan de extraer todo el jugo de los datos. Aún así los modelos propuestos no lograron predecir todos los comportamientos observados, por ello sugerimos las cosas que podrían incorporarse para lograr una correspondencia completa y poder utilizar el modelo como una guía para tomar decisiones.

Resumiendo, planteamos problemas que están relacionados con la aplicación de modelo espaciales. En el capítulo 1 la simulación, en el capitulo 2 la detección de procesos a partir de patrones espaciales, en el capitulo 3 el comportamiento transitorio de estos modelos, en el capitulo 4 la concordancia de un sistema ecológico con un modelo matemático estadístico (los fractales) y en el capitulo 5 el ajuste de un modelo espacial de invasiones biológicas con datos de campo. Algo que no fue tratado en profundidad en ningún capítulo pero que aparece en todos es el concepto de escala, las cosas dependen de la vara con la que midamos.

ejercicio muy interesante porque cambia completamente la óptica desde la que se ven las investigaciones. En efecto creo que Korzybsky tenía mucha razón, la realidad depende de la lente con la que vemos las cosas, casi puedo decir la realidad depende de la escala con la que se ven las cosas y con esto finalizar, pero antes voy a retomar algo que dije al final de la introducción y me voy a permitir una reflexión: Ecología la ciencia que trata sobre nuestra casa, el oikos, durante mucho tiempo la hemos estudiado tratando de no estar allí como una parte más, pero estamos allí, y somos parte, quizás la parte principal de los problemas ecológicos de hoy, que son los problemas ecológicos de siempre, pero con una dimensión mucho mayor, debido a al tamaño de la población, las actividades del hombre han llegado a influenciar toda la tierra. Como especie deberíamos superar la adolescencia y empezar a ver que somos responsables de nuestra propia casa.

APÉNDICES

Apéndice 1

Este apéndice se corresponde con las partes relevantes del documento interno de Parques Nacionales "Invasión de crataegus (*Pyracantha cfr. atalantoides*) y alternativas de control con fuego en el Parque Nacional El Palmar" realizado por A. Maranta en 1997.

Metodología

En un área correspondiente a la fisonomía de parque en el mapa de vegetación en que la invasión de crataegus se presentaba de moderada a severa y que fuera arrasada por el fuego frontal del incendio del 10 de enero de 1996, se realizó el relevamiento de los individuos de crataegus (*Pyrancantha sp.*).

El relevamiento de los individuos mayores de 0,5 m de altura se hizo un muestreo al azar empleando parcelas circulares de 20 m de diámetro (314,16 m2). Previo al relevamiento se determinaba la cobertura del pastizal del sitio y se estratificaba el muestreo con la categorización presentada en la tabla A1.

Esta clasificación de los sitios se construyó para poner a prueba la hipótesis que a menor cobertura de pastizal, la declinación de la cantidad de combustible fino implicaba una disminución de la intensidad del fuego rasante y por lo tanto una disminución del daño. Como el nombre de las categorías señalan la cobertura del pastizal está casi siempre inversamente relacionada con el grado de invasión de crataegus. Sin embargo, también incide el avance de la arbustificación por otras especies, inclusive nativas. De allí que las categorías se definan sobre la base de la cobertura del pastizal. Sin embargo, se empleará de aquí en más el grado de invasión como sinónimo de la categoría .Ej. Categoría 1 = grado de invasión 1 = invasión leve.

Tabla A1. Categorización de las parcelas muestreadas.

CATEGORIA	GRADO DE INVASION DE CRATAEGUS.	COBERTURA DEL PASTIZAL.
1	leve	mayor del 60 %
2	moderada	entre el 60 y 20 %
3	severa	menor del 20 %

Las plantas de crataegus fueron categorizadas en 3 tamaños :

CHICO : menor de 2 m de diámetro de copa defoliada.

MEDIANO : entre 2 y 4 m de diámetro de copa defoliada.

GRANDE : mayor de 4 m de diámetro de copa defoliada.

La aclaración de que se trata de la copa defoliada responde a que la totalidad de las plantas fueron relevadas posteriormente al fuego, el que arrasó con las hojas y las ramas más finas. Al respecto, la defoliación no modifica sustancialmente el tamaño dela copa.

Tabla A2. Densidades en ind/ha para los grados de invasión y tamaños de planta (modificado a partir de los datos originales): x = promedio, s = desviación estandar, n = número de parcelas.

Tamaño de planta	Grado 1 n=5		Grado 2 n=5		Grado 3 n=7	
	x	s	x	s	x	s
Chica	235.55	211.86	1445.12	1033.55	1436.94	750.66
Mediana	318.31	277.50	1400.56	574.28	1464.22	406.39
Grande	95.49	81.15	165.52	233.26	304.67	314.50

Tabla A3. Densidades en ind/ha para los grados de invasión y tamaños de planta agregados (modificado a partir de los datos originales): x = promedio, s = desviación estandar, n = número de parcelas.

Tamaño de planta	Grado 1 n=5		Grado 2 + 3 n=12	
	x	s	x	s
Chica	235.55	211.86	1440.35	834.16
Mediana+Grande	413.80	203.82	1684.39	580.54

Apéndice 2

Partes relevantes tomadas del trabajo: Ruiz Selmo F. E., Menvielle M. F., Scopel A. L. y Minotti P. 2000. Monitoring the invasion of woody exotic species in the “El Palmar” National Park (Argentina) using remote sensing. 85th Annual Meeting of the Ecological Society of America. Snowbird, USA.

Metodología

Se estimó la invasión por plantas leñosas exoticas utilizando las imágenes Landsat TM que se

encontraban disponibles. El procesamiento de las imágenes se realizó mediante el software ERDAS 8.3. Se utilizó un conjunto de 3 imágenes sin nubes de 1985/01, 1994/01 y 1998/02, las imagenes se eligieron en el verano para aprovechar la máxima expanción foliar. Estas fueron leidas y calibradas para la zona 5 Argentina de Gauss Kruger. Se definieron areas de entrenamiento para las firmas espectrales basadae en a) la identificación de focos conocidos para cada fecha y b) un conjunto de 325 puntos GPS muestreados desde 1997 con la información del tipo de cobertura vegetal, las especies dominantes y la densidad relativa en categorías de 0 a 3. Esta densidad se estimaba visualmente en un radio de 30 metros alrededor del punto GPS con las siguientes categorias de cobertura:

0 Ausencia.
1 Individuos aislados, hasta un 20% de cobertura.
2 Invasion moderada, entre un 20 y un 60%.
3 Invasión severa, más del 60%.

Para la clasificación supervizada se utilizó la firma espectral de 17 puntos GPS de Pyracantha con densidad 2 y 3.

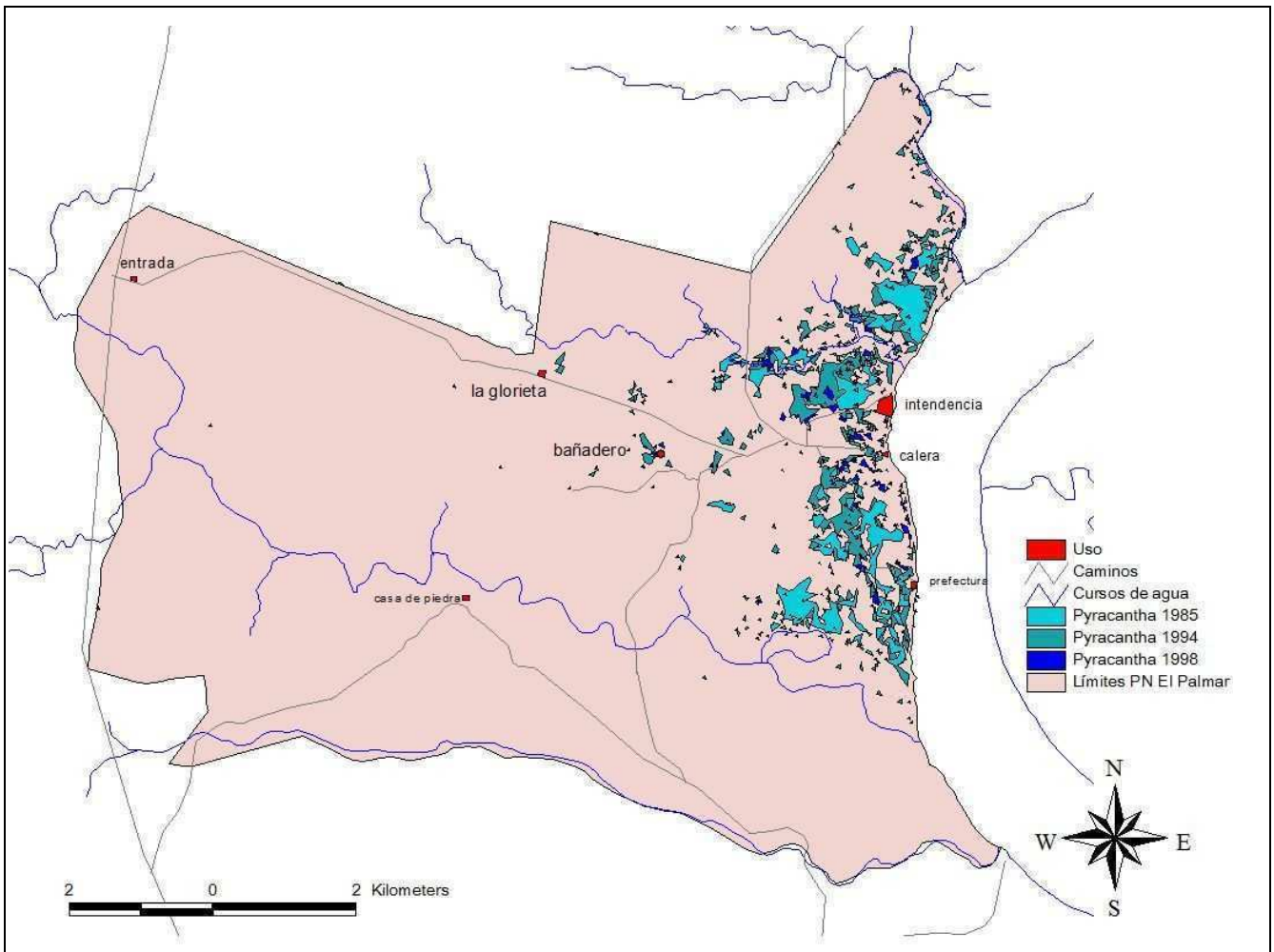


Figura A1. Distribución espacial de el arbusto invasivo Pyracantha atalantoides para los años 1985, 1994 and 1998.

ADDENDA

Capítulo 3

Falta la tabla 1.

Tabla 1. Se realizaron 5000 simulaciones para cada método de evaluación y se determino la proporción de trasientes a largo plazo (supertrasientes) y a mediano plazo (mesotrasientes). Las simulaciones se realizaron eligiendo los parámetros al azar dentro del siguiente rango: λ 1-20, b 1-10, D 0.001-1, el parámetro a quedó fijo en 1 y las condiciones iniciales fueron al azar. La detección de los trasientes se realizó calculando el radio de las varianzas R en ventanas de tiempo de tamaño W. Los valores fueron determinados de forma empírica, para los trasientes a largo plazo: R=50, W=500 y por los de mediano plazo R=20, W=50.

	Supertrasientes	Mesotrasientes
Sincrónico	0.018	0.13
Asincrónico fijo	0.025	0.14
Asincrónico al Azar	0.0064	0.16