

Modelos espacialmente explícitos

M.A. Zavala¹, R. Díaz-Sierra², D. Purves³, G.E. Zea⁴, I.R. Urbietá⁵

(1) Departamento de Ecología, Edificio de Ciencias, Universidad de Alcalá, E-28871. Alcalá de Henares, Madrid. España

(2) Departamento de Física Matemática y Fluidos, Universidad Nacional de Educación a Distancia, Apdo 60141, 28080 Madrid. España

(3) Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, NJ 08544. EEUU

(4) Hydrology Modeling Lab, Department of Civil and Environmental Engineering Florida International University. EEUU

(5) Departamento de Ecología, Edificio de Ciencias, Universidad de Alcalá, E-28871. Alcalá de Henares, Madrid. España
Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (CSIC), Apdo. 1052, 41080 Sevilla. España

Modelos espacialmente explícitos. Durante la última década se ha evidenciado que además de los factores tradicionalmente considerados en ecología -recursos, condiciones e interacciones bióticas y abióticas-, la naturaleza espacial de los ecosistemas condiciona muchos de los patrones y dinámicas de los sistemas ecológicos. La inclusión del espacio en los modelos ecológicos ofrece nuevas perspectivas para explicar dichos patrones y ofrece un punto de encuentro entre numerosos procesos ecológicos. En este trabajo se clarifica el concepto de dependencia espacial en los modelos ecológicos dinámicos, ilustrándose su importancia para algunos casos específicos del ámbito mediterráneo. Igualmente se introducen algunos modelos ecológicos espaciales que han sido clave para el desarrollo de la ecología actual.

Palabras clave: patrón espacial, mecanismos ecológicos, interacciones, ecosistemas mediterráneos.

Spatially explicit models. Over the last decade it has been increasingly recognized that, in addition to factors traditionally considered in ecology -resources, conditions, biotic and abiotic interactions-, spatial processes play a critical role in explaining observed ecological patterns. The incorporation of space in ecological models brings new perspectives to explain these patterns, offering a meeting point for the understanding of many ecological processes. In this paper we clarify the concept of spatial dependence in dynamic ecological models, which is often a matter of confusion, and we illustrate this with specific examples from Mediterranean-type ecosystems. We also introduce spatial ecological models that have been critical for the development of current ecology.

Key words: spatial pattern, ecological mechanisms, interactions, mediterranean ecosystems.

Introducción

El estudio de las interrelaciones entre organismos y el medio ambiente se basa fundamentalmente en procesos que como tales sólo pueden ser analizados mediante modelos de mecanismos o procesos. Aunque la palabra modelo en ecología se utiliza para referirse a numerosas aproximaciones -desde esquemas conceptuales a aproximaciones estadísticas-, en este trabajo entenderemos por modelos las representaciones de procesos dinámicos en el tiempo que se presuponen relevantes para explicar los patrones observados.

La descripción de patrones mediante modelos estadísticos es junto a la experimentación y el contraste de hipótesis, uno de los pilares de la ecología actual. Sin embargo, el análisis de patrones y la falsificación de hipótesis son por sí solos insuficientes para comprender las causas o mecanismos responsables de los patrones o regularidades espacio-temporales que se observan en la naturaleza. La construcción de modelos es una herramienta esencial para analizar y comprender la génesis y el mantenimiento de estas regularidades. En particular, los modelos son un elemento esencial del método hipotético-deductivo que nos permite evaluar las consecuencias lógicas de determinados principios generales o mecanismos subyacentes. La comparación entre estas "consecuencias" y la realidad sirve para apoyar o refutar la validez de estos principios y teorías.

Durante los últimos años, numerosos estudios han puesto de relieve que muchos patrones ecológicos no pueden ser explicados únicamente mediante los factores y mecanismos ecológicos considerados habitualmente en ecología (p.ej. competencia, tolerancia, depredación, etc.), sino que la propia naturaleza espacial de los ecosistemas condiciona en gran medida los patrones observados. Esto hace que la inclusión del espacio como variable en los modelos ecológicos haya

abierto nuevas perspectivas en la comprensión de fenómenos tan relevantes como la persistencia de poblaciones aisladas (Hanski y Gilpin, 1997), la coexistencia entre especies similares (Levin, 1976; Pacala, 1996) o incluso la formación de nuevas especies (Antonovics, *et al.*, 1994; Olivieri, *et al.*, 1995), entre otros.

En este artículo nos centraremos en los modelos denominados espacialmente explícitos y que son tales porque la evolución en el tiempo de alguna de sus variables de estado depende del espacio (ver [Anexo 1](#) para una explicación más detallada). Por un lado, se pretende clarificar qué es un modelo espacialmente explícito y las diferentes maneras en las que el espacio puede ser tenido en cuenta en un modelo, lo cual es a menudo objeto de confusión. Con este fin, utilizaremos ejemplos concretos de ecosistemas mediterráneos que nos muestran la importancia del espacio en determinados procesos ecológicos. Igualmente haremos una breve presentación de los principales enfoques existentes para modelizar las interacciones locales y sus implicaciones sobre las diferentes propiedades de los sistemas ecológicos, con ejemplos de algunos de los modelos espaciales que han ejercido una gran influencia sobre el desarrollo de la ecología.

La distribución de tres *Quercus* Mediterráneos y la importancia de la dispersión

Uno de los principios más aceptados en ecología vegetal es que la estructura de las comunidades viene determinada en gran medida por la variación de determinados factores ambientales y recursos (Whittaker, 1975). Este principio es la base de los métodos conocidos como análisis de gradientes y métodos de ordenación que permiten clasificar y explicar la estructura de las comunidades a partir de las condiciones ambientales del entorno. Sin embargo, la mera dependencia correlativa entre vegetación y medio ambiente, en la que se fundamentan la mayoría de modelos actuales de distribución de especies es a menudo insuficiente para explicar la estructura y distribución espacial de las comunidades. Así, por ejemplo, se constata que existe una correlación entre la distribución de tres especies de *Quercus* en el centro peninsular - la encina (*Quercus ilex*), el quejigo (*Q. faginea*) y la coscoja (*Q. coccifera*) - y la variación en aridez, altitud y frecuencia de incendios. Esa dependencia puede formalizarse de forma matemática mediante una distribución binomial en la que la probabilidad de ocurrencia de cada una de las especies varía según una campana de Gauss a lo largo de los gradientes definidos por estas tres variables. Un modelo correlacional predice adecuadamente los patrones de segregación de las tres especies a lo largo de un determinado gradiente ambiental. Sin embargo, el modelo no predice adecuadamente la estructura espacial de las observaciones (**Fig. 1**). Esto sugiere que otros procesos además de los asociados con los factores ambientales modelan la estructura espacial de las poblaciones de estas especies.

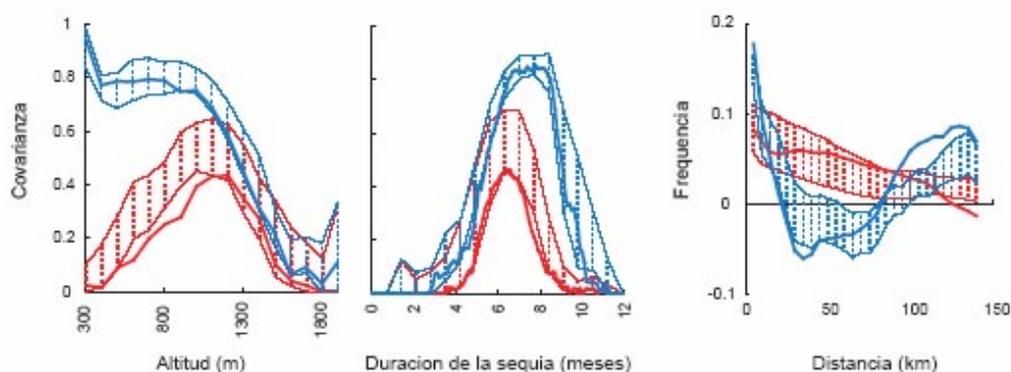


Figura 1. Segregación de *Quercus faginea* (rojo) y *Q. ilex* (azul) en Madrid-Castilla-La Mancha a lo largo de gradientes ambientales (izquierda, centro), y autocorrelación espacial (derecha): observaciones (líneas sólidas) y simulaciones con dispersión local (áreas punteadas) (valores medios e intervalo de confianza del 95%). El modelo no espacial (dispersión global) predice adecuadamente los patrones de segregación de las tres especies a lo largo de un determinado gradiente ambiental, sin embargo la distribución espacial resultante presenta un grado de agregación mucho menor que la de las observaciones (no mostrado) (adaptado de Purves *et al.*, 2006)

Los modelos espaciales nos permiten explicar de manera más realista los posibles mecanismos que generan la distribución de las especies e incorporar procesos tales como la competencia o la dispersión, que pueden tener una gran influencia sobre los patrones observados. La construcción de un SPOM ("Stochastic Patch Occupancy Model") considera nuestras observaciones dentro de espacio continuo o vectorial, conformando así un conjunto de metapoblaciones aisladas en el espacio (Zavala, 2005; Purves *et al.*, 2006). La parametrización de dicho modelo nos permite constatar que además de la dependencia de factores ambientales, procesos espaciales tales como la dispersión limitada que presentan estas especies (Gómez, 2003) resultan en una distribución espacial más agregada de lo que cabría esperar de una dependencia correlacional con factores ambientales y que se corresponde con la observada en la naturaleza (**Fig. 2**).

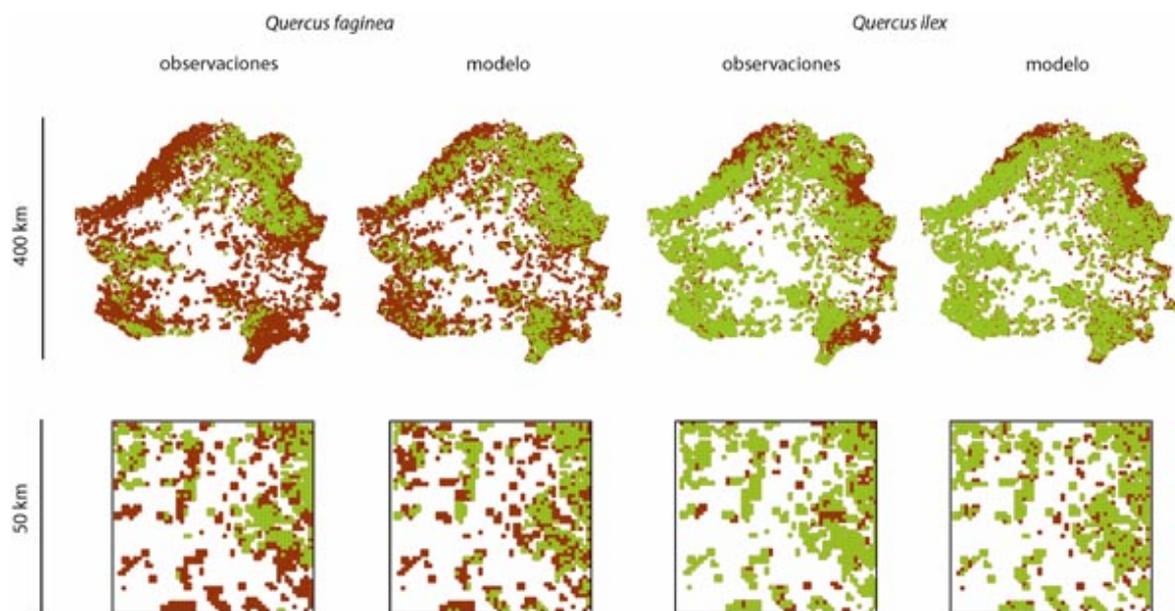


Figura 2. Comparación de la distribución espacial de *Quercus faginea* y *Q. ilex* en Madrid-Castilla-La Mancha resultante de aplicar un SPOM ("Stochastic Patch Occupancy Model") con dispersión local (adaptado de Purves *et al.*, 2006). Los recuadros representan un primer plano de una sección de 50 x 50 km de los mapas situados encima respectivamente.

La consideración del espacio es también clave para describir de forma realista los posibles cambios de las comunidades vegetales en respuesta al Cambio Global en la Península Ibérica (p.ej. incremento de la aridez y del grado de fragmentación del hábitat). Los modelos no espaciales basados en correlaciones vegetación-ambiente tienden a subestimar los riesgos de pérdida de hábitat y de extinción de especies (Purves *et al.*, 2006). En particular, al ignorarse los procesos de fragmentación y de dispersión local se sobreestima la capacidad de las especies para colonizar nuevas áreas climáticamente idóneas (p.ej. pisos altitudinales superiores) pero alejadas espacialmente. Lo mismo puede decirse de umbrales de resiliencia en la desertificación y otros procesos de degradación habituales en nuestros ecosistemas y en los que los procesos espaciales juegan un papel clave (Van de Koppel y Rietkerk, 2004).

Poblaciones espaciales y competencia: el caso del bosque 'inanimado'

En los modelos clásicos en ecología tales como el modelo de crecimiento exponencial, logístico o las ecuaciones de Lotka-Volterra para describir la dinámica depredador-presa es frecuente asumir que todos los individuos de la población interactúan con la misma probabilidad independientemente de la abundancia, frecuencia o posición espacial de los individuos de una determinada especie (**Anexo 1**). Esta asunción puede estar más o menos justificada para casos concretos en poblaciones animales, pero es del todo injustificable en poblaciones de plantas en donde tanto los procesos de competencia como de facilitación tienen lugar en un radio de interacción limitado. Los modelos espaciales han sido determinantes -quizás el avance más significativo de la ecología actual- para comprender el papel de los procesos locales en la organización espacio-temporal de las poblaciones (Pacala, 1996; Hanski y Gilpin, 1997; Solé y Bascompte, 2006).

La importancia de las interacciones locales sobre variables globales del sistema puede ilustrarse de forma muy gráfica comparando las predicciones de un modelo espacialmente explícito con otro no espacial o de "campo medio" (Zavala, *et al.*, 2005) (**Tabla 1**). Un simulador forestal es un código informático (Modelo basado en individuos, "MBI" ver **Tabla 2**) que simula

las reglas de interacción entre individuos con la finalidad de reproducir patrones a otros niveles de organización, p. ej. la sucesión o la producción forestal. En el modelo espacial el crecimiento de cada árbol viene determinado por el área basal sólo de aquellos árboles más altos que se encuentran dentro de un radio de competencia determinado (en el caso de la competencia asimétrica por la luz). Por el contrario en el modelo no espacial se asume implícitamente que cada individuo responde al área basal media de todo el rodal en conjunto y no sólo al de los individuos más próximos.

Tabla 1. Glosario y explicación de los principales conceptos relacionados con modelos espaciales introducidos en este artículo.

Concepto	Descripción	Ejemplo
Modelo espacialmente explícito	Alguna de sus variables de estado depende del espacio.	Modelos de vecindad (Pacala y Silander, 1985)
Modelo de campo medio (“mean field”)	Procesos de interacción globales. La probabilidad de interacción entre individuos es independiente de su posición espacial	Ecuaciones de Lotka-Volterra.
Espacio continuo	Hábitat continuo o “vectorial”	Modelos de difusión.
Espacio discreto	Hábitat definido como un “raster” mediante teselas o celdas.	Autómatas celulares (ver Anexo 1, Fig. 6).
Modelos analíticos	Expresión matemática para describir el estado temporal del sistema.	Modelo de crecimiento exponencial de una población (ver Anexo 1).
Modelo de simulación	No existe una expresión matemática sino un conjunto de reglas o programa informático.	Simulador forestal. SORTIE (Pacala, 1996)

Tabla 2. Clasificación de modelos espacialmente explícitos.

Características	Metodologías no-espaciales	Modelos espacialmente explícitos
Espacio, tiempo y estados continuos.	Sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO).	<ul style="list-style-type: none"> • Interacción espacial desacoplada de la dinámica. Teselas de EDOs con términos difusivos. • Interacción espacial del mismo orden que la dinámica. PDE, ecuaciones integro-diferenciales.
Espacio y tiempo discretos, estados continuos.	Sistemas de ecuaciones en diferencias (mapas).	<ul style="list-style-type: none"> • Mallas de mapas acoplados (“Couple map lattices”).
Espacio, tiempo y estados discretos. Interacciones deterministas.	---	<ul style="list-style-type: none"> • Autómatas celulares (deterministas): interacciones locales.
Espacio y estados discretos. Tiempo discreto o continuo. Interacciones estocásticas.	Procesos estocásticos.	<p>Sistemas de partículas interactivos o Sistemas estocásticos espaciales. Muy difíciles de tratar analíticamente.</p> <ul style="list-style-type: none"> • Modelos de ocupación de celdas (“patch occupancy”). Autómatas celulares estocásticos • Modelos basados en individuos (MBI).

En el modelo espacial puede observarse cómo a medida que aumenta el radio de interacción hasta llegar a un radio infinito (modelo de campo medio) la producción del rodal (expresada como área basal) se ve subestimada por sobrestimarse el efecto de la competencia. El bosque sin espacio se comporta por tanto como un bosque “inanimado” en el que los procesos biológicos se ralentizan con respecto al bosque “real” (Fig. 3).

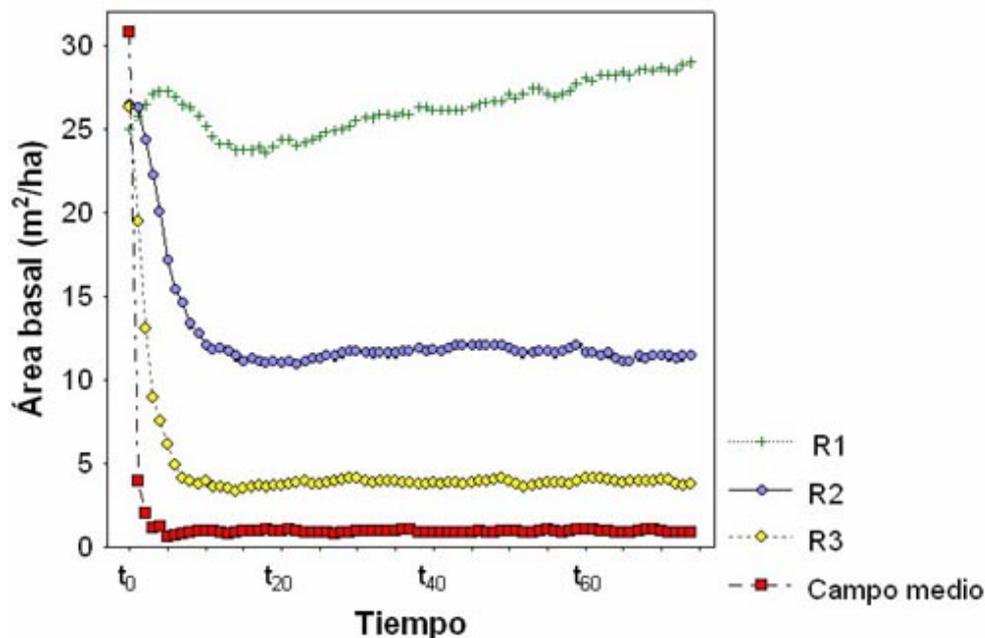


Figura 3. Resultados de interacciones locales y globales sobre la producción de bosque. El modelo no espacial o de campo medio subestima significativamente la producción, expresada como área basal total de los árboles del bosque. El simulador forestal es un modelo basado en individuos (M.B.I.) estocástico con espacio continuo, para diferentes radios de competencia por la luz ($R1 < R2 < R3 < \infty$). El grado de competencia que experimenta cada individuo es función del área basal de los vecinos de mayor altura. Se observa que el modelo de campo medio (radio de interacción mayor) resulta en valores de producción inferiores a los del modelo espacialmente explícito (R1, radio de interacción local) (adaptado de Zavala *et al.*, 2005).

A parte del interés teórico, este resultado tiene importantes implicaciones prácticas por ejemplo para describir de forma correcta funciones tan importantes de los ecosistemas forestales como el efecto sumidero de CO₂ o la producción de biomasa. El reconocimiento de los efectos de los procesos locales sobre las variables globales ha sido detectable sólo de forma reciente gracias a la creciente capacidad de cálculo de los procesadores, que nos ha permitido ahondar en el comportamiento de modelos numéricos difícilmente analizables hace unas décadas por las limitaciones de memoria y velocidad de los procesadores existentes.

El espacio y el mantenimiento de la diversidad: Historia espacial del bosque mediterráneo

La incorporación del espacio a las teorías clásicas de estructura y dinámica de las comunidades ha sido otro avance clave de la ecología, abriendo nuevas perspectivas en ámbitos tan importantes como el mantenimiento de la diversidad (Pacala y Tilman, 1994; Lehman y Tilman, 1997). Esto es particularmente significativo en el reino vegetal, en donde ha sido muy difícil de explicar el mantenimiento de la diversidad según modelos clásicos de competencia por unos pocos recursos (Silvertown, 2004).

Si nos centramos en el ámbito de los bosques mediterráneos la inclusión del espacio aporta nuevas claves para comprender uno de los aspectos críticos en la estructura y dinámica del bosque mediterráneo y que se ha denominado como la “dialéctica conífera-frondosa” (Costa, *et al.*, 1998). La dinámica cuaternaria del bosque mediterráneo muestra una alternancia y coexistencia con ciclos de segregación espacial y temporal entre fagáceas - principalmente *Quercus* - y coníferas del género *Pinus*. Ya en la actualidad los patrones de abundancia y distribución de especies de bosques mixtos de pino y encina revelan una gran tendencia a la formación de masas monoespecíficas con variaciones de abundancia relativa marcadas por la aridez y distribuciones de frecuencias en -U alejadas de la normalidad (Zavala, 1999).

Una posible explicación de estos patrones puede ser obtenida mediante un modelo simple en ecuaciones discretas que evalúa los cambios en la composición del rodal a partir de tres fases críticas: el comportamiento diferencial de ambas especies en su respuesta a la luz y al agua durante la fase de establecimiento, la competencia por la luz durante la fase juvenil y la capacidad de rebrote de los individuos (Zavala, 1999). Este modelo muestra que el sistema puede presentar dinámicas de efecto fundador (exclusión mutua) en zonas áridas y zonas mésicas perturbadas, contribuyendo a la formación de masas monoespecíficas en función de las condiciones iniciales. Por el contrario en el resto de condiciones el sistema predice la clásica transición de pino a encina y que viene determinada por un mecanismo de facilitación.

Este modelo es válido para explicar la preponderancia de una u otra especie a lo largo de un gradiente de aridez en función de la tolerancia diferencial de las especies a la sombra y a la sequía, así como a los cambios de signo en la interacción de las especies a lo largo del gradiente (de facilitación a competencia). Sin embargo, el modelo no explica la coexistencia espacial de ambas especies ni la formación de estructuras agregadas en el espacio o de "clustering" (distribuciones estadísticas en - U). Para examinar el efecto del espacio puede desarrollarse un modelo de teselas (con espacio discreto tipo "raster") en el que el comportamiento de cada rodal en cada tesela viene descrito por un modelo similar al anterior pero en el que las teselas aparecen conectadas por efecto de la dispersión. Es decir, cada rodal puede recibir y a su vez enviar propágulos procedentes de rodales vecinos con una probabilidad que es función de la distancia y de la curva de dispersión de cada especie. El modelo incluye además el efecto que la variación espacial tiene en la disponibilidad de recursos en estos procesos (Zavala y Zea, 2004) (**Figs. 4 y 5**).

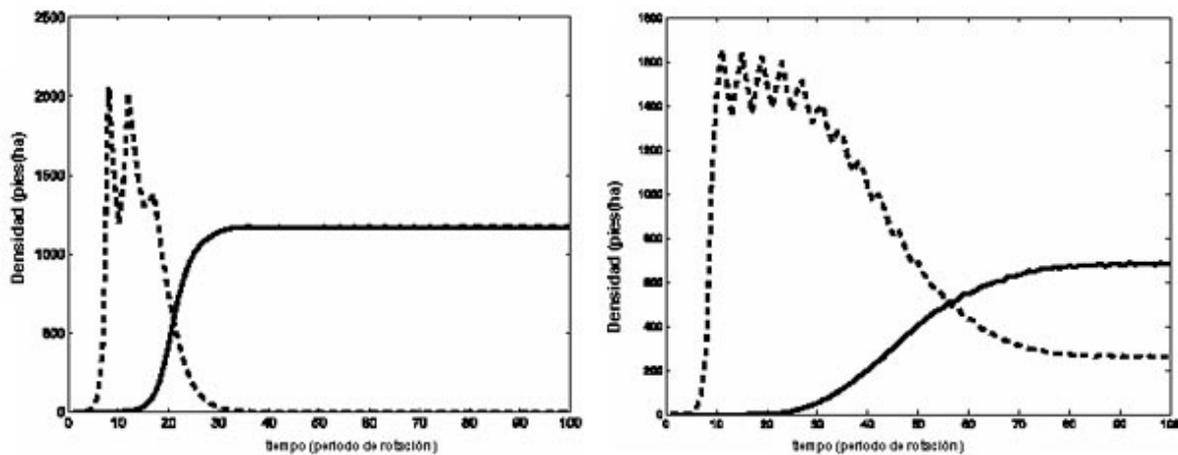


Figura 4. Variación temporal en la densidad de pino (línea discontinua) y de encina (línea continua) en un paisaje forestal (izquierda) sin perturbaciones y sin heterogeneidad ambiental (precipitación anual, 600 mm) y (derecha) con heterogeneidad ambiental (rango variación de la precipitación anual; 100-650 mm). La heterogeneidad ambiental permite la coexistencia de ambas especies incluso en ausencia de perturbaciones (adaptado de Zavala y Zea, 2004).

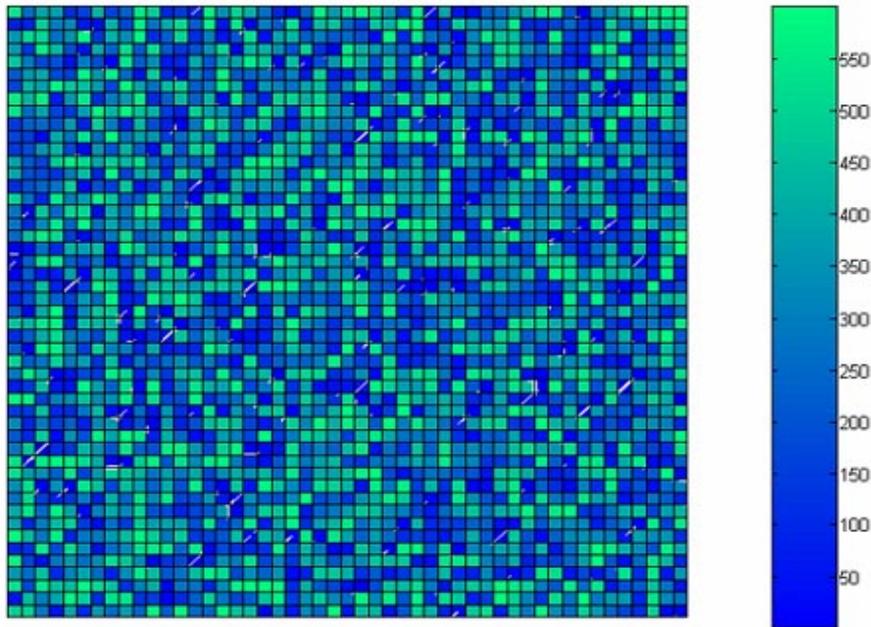


Figura 5. Esquema de la heterogeneidad ambiental en un modelo estocástico espacialmente explícito. Las teselas se caracterizan por la variabilidad en el balance hídrico (p.ej. en la precipitación anual). Los tonos verdes reflejan teselas menos áridas. Cada tesela está ocupada por un rodal y los rodales de las diferentes teselas están interconectados por dispersión (adaptado de Zavala y Zea, 2004). Esta heterogeneidad puede estar basada en datos ambientales reales para un determinado paisaje, o bien puede ser generada, pudiéndose en este caso diseñar una escala de autocorrelación predeterminada.

La inclusión del espacio permite dilucidar varios de los posibles mecanismos que explican la coexistencia y segregación de la encina y el pino, resultando en unas predicciones más realistas. Por un lado, aunque la encina pueda eliminar gradualmente al pino en la mayoría de las teselas, la existencia de refugios “espaciales” en las zonas más áridas permite al pino recolonizar el espacio después de que perturbaciones (nevadas, sequías, plagas, incendios, etc.) abran claros en el bosque. Por otro lado, al tener la dispersión un rango limitado en el espacio se potencia la formación y mantenimiento de estructuras agregadas y masas monoespecíficas. A la formación de estos patrones de segregación espacial contribuye la respuesta diferencial de las especies a las perturbaciones. En concreto la capacidad de rebrote de la encina crea un nicho de persistencia que favorece a esta especie frente al pino (anemócora y “germinadora”) en determinadas configuraciones espaciales del régimen de perturbación.

Clasificación y fronteras actuales en el desarrollo de modelos espacialmente explícitos

La creciente evidencia de que los procesos espaciales juegan un papel clave en muchos fenómenos biológicos ha conducido a una gran proliferación de aproximaciones dependiendo del tipo de sistema y problema abordado. Dado el enfoque de este monográfico, una primera distinción será entre los modelos que se centran en preguntas puramente espaciales -explicación de patrones (Holmes *et al.*, 1994; Bolker y Pacala, 1997) o estructuras caóticas espaciales (May, 1995) y los que estudian propiedades del sistema. Entre éstos tendríamos los que se centran en el problema de la coexistencia y la biodiversidad (Pacala, 1996; Tilman, 1994), la estabilidad (Hastings, 2000), resiliencia (Peterson, 2002; Van de Koppel y Rietkerk, 2004), productividad (Ollinger *et al.*, 1998), importancia relativa de la competencia frente a la dispersión (Bolker y Pacala, 1999), facilitación (Hardenberg *et al.*, 2001) o la importancia de la escala (Van de Koppel *et al.*, 2006), entre otros. Las herramientas desarrolladas para estos estudios son muy variadas, aunque podemos relacionarlos con las desarrolladas para modelos no espaciales y con la progresión desde modelos continuos hacia discretos, más fácilmente programables (**Tabla 2**).

Los populares sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias, variables continuas y tiempo continuo, admiten una redefinición de las variables para cada punto del espacio continuo y la inclusión de influencia local por difusión. Ésta puede limitarse a un término de acople entre teselas gobernados por dinámica no espacial (Jansen y Sigmund, 1998; Holmes *et al.*, 1994) o extenderse a todo el espacio, siguiendo la expresión básica:

$$\frac{\partial N(\bar{x})}{\partial t} = F(N(\bar{x}), t) + D \cdot \left(\sum_i^n \frac{\partial^2 N(\bar{x})}{\partial^2 x_i} \right)$$

Siendo **N** el número de individuos, **x** el espacio, **t** el tiempo, **n** la dimensión espacial y **D** la tasa de difusión, producto del movimiento aleatorio ("random walk") de un número elevado de individuos. Son especialmente útiles para estudiar la interacción entre la estructura espacial del hábitat y la coexistencia, las invasiones o la generación y mantenimiento de patrones espaciales con una geometría particular (bandas, laberintos...) (Hardenberg *et al.*, 2001). Permiten obtener análisis matemáticamente rigurosos aunque de gran dificultad. Son modelos no discretos, por lo que no permiten tener en cuenta la estocasticidad demográfica producida por acontecimientos puntuales aleatorios (nacimientos o muertes episódicas, etc.). Otras formulaciones similares son los modelos de ecuaciones parciales integro-diferenciales que pueden, por ejemplo, facilitar la descripción de la estructura de tamaños de la población.

A partir de los sistemas en diferencias, con variables continuas pero tiempo discreto, se pueden acoplar las dinámicas de celdas discretas del espacio ("coupled map lattices"). Estructurar el espacio en un conjunto de celdas o teselas ("patches") facilita la programación y simulación de los modelos y permite más variedad de interacciones y a un rango mucho mayor de escalas temporales y espaciales. Según haya interacciones globales, alcance infinito, locales o intermedias se podrán proponer diferentes modelos para los que existe una profusión de denominaciones sobre la que no siempre hay pleno acuerdo en la literatura. Aunque estos modelos son analíticamente tratables, su estudio es complejo y son difíciles de parametrizar con datos experimentales (Hassell *et al.*, 1991; Bascompte y Sole, 1994)

El siguiente paso será la discretización de las propias variables sobre una malla espacial discreta, los conocidos autómatas celulares (**Fig. 6**). Su facilidad de implementación y la versatilidad para definir las reglas de transición e influencia espacial entre estados permiten su aplicación a infinidad de problemas. Permiten la simulación eficiente de un gran número de casos, sea para apoyar o rebatir hipótesis o para apuntar propiedades, aunque normalmente sea imposible explorar todo el rango de parámetros y obtener conclusiones generales (Ermentrout y Edelstein-Keshet, 1992).

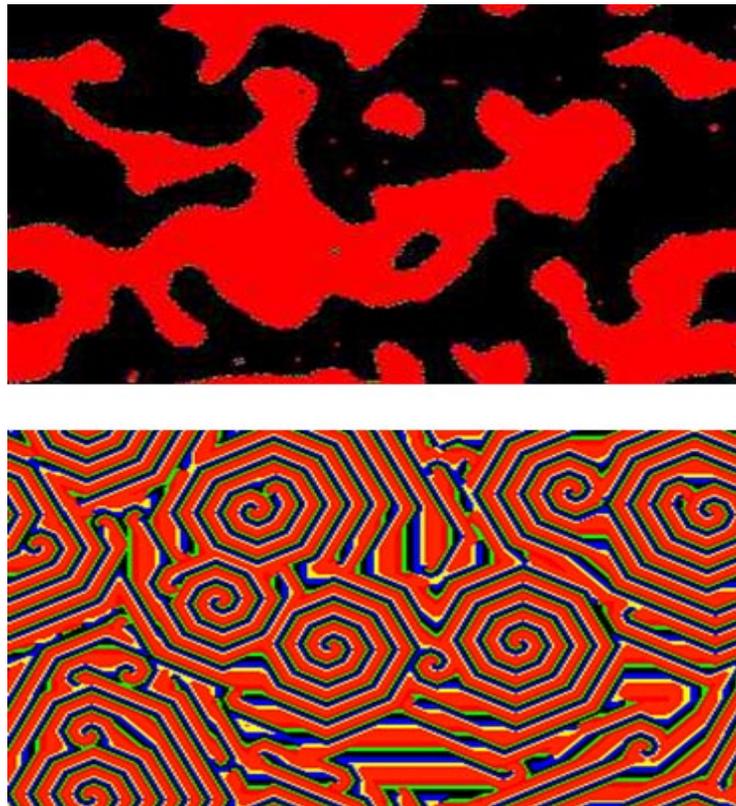


Figura 6. Simulación de patrones espaciales mediante modelos de autómatas celulares. Las reglas de transición de las teselas permiten también reproducir comportamientos de difusión. Así, reglas locales de interacción pueden explicar la formación de estructuras espaciales globales estables.

Otra vía de acercamiento surge de los procesos estocásticos, estados discretos y tiempo discreto o continuo, implementados sobre una malla discreta, en la que el estado de los vecinos modifica las probabilidades de transición de cada nodo. Conocidos como sistemas estocásticos espaciales o sistemas de partículas interactivos. Dado que permiten la inclusión de infinidad de relaciones y escalas un tratamiento analítico general es imposible, pero su simulación facilita la propuesta de propiedades matemáticas generales (Durrett y Levin, 1994).

Estos grandes bloques se implementan en función de las propiedades del sistema y los objetivos a estudiar. Se distinguen normalmente por el grado de definición, diferenciando entre modelos para individuos, poblaciones o comunidades. Por ejemplo, en el último caso, los modelos basados en individuos (MBI) y los autómatas celulares estocásticos son similares salvo por la interpretación dada a la celda y por las reglas de interacción entre ellas.

La distinción entre unos enfoques y otros modelos es algo rígida ya que las simplificaciones y discretizaciones permiten establecer múltiples conexiones. Un mapa acoplado es el paso para la simulación y representación de una ecuación parcial diferencial, que también puede ser estudiada con autómatas celulares (**Fig. 6**). Pero el tratamiento de interacciones de largo alcance permite simplificar los efectos espaciales y pasar de modelos espacialmente explícitos a ecuaciones diferenciales que describan la frecuencia de celdas ocupadas por una determinada especie. Para interacciones de alcance infinito se puede ignorar la correlación espacial y pasar partiendo de autómatas celulares o MBI a aproximaciones de campo medio y reducir el sistema a ecuaciones diferenciales. Estos modelos se conocen bajo modelos de metapoblaciones, pseudoespaciales, implícitamente espaciales o de campo medio (Levin, 1976; Hanski y Gilpin, 1997). Un paso más allá consiste en considerar los efectos de las interacciones locales mediante aproximaciones por pares ("pair-wise"), en las que se analizan correlaciones de orden superior mediante las aproximaciones de momentos (Sato y Iwasa, 2000). Igualmente para los modelos espaciales estocásticos con interacciones infinitas, como en los modelos de lotería de Chesson (Chesson, 2000a; Chesson, 2000b).

El desarrollo y aplicación de estas técnicas de análisis de la correlación espacial con un incremento en la complejidad de interacciones que pueden ser analizadas es una de las líneas más prometedoras de la ecología teórica actual. Podrían citarse estudios para la mayoría de las propiedades de los sistemas, destacando por su espectacularidad el estudio de dinámicas complejas, aparición del caos en modelos espaciales, influencia sobre la estabilidad (largos estados transitorios, "supertransients", y atractores múltiples) o la respuesta de sistemas fragmentados (Bascompte y Solé, 1995).

Conclusiones

Una de las principales aportaciones de los modelos espaciales a la ecología ha sido la de ofrecer un punto común de encuentro para explicar la formación y mantenimiento de una gran variedad de patrones espacio-temporales (Tilman y Kareiva, 1997; Solé y Bascompte, 2006). Las interacciones locales determinan la estructura espacial de las poblaciones y comunidades, pero a su vez esta estructura espacial determina las propias interacciones locales (p.ej. la frecuencia, abundancia y especie competidora). Este proceso de retroalimentación crea dinámicas complejas que pueden ser claves para comprender fenómenos de autoorganización. El esfuerzo por comprender estas dinámicas complejas mediante modelos analíticos es otro de los frentes de actuación más activos de la ecología teórica actual (Bolker y Pacala, 1999; Durrett y Levin, 1994; Sato y Iwasa, 2000).

No obstante, el papel de los procesos espaciales puede ser variable en función del sistema en cuestión y a veces la aproximación de campo medio puede ser satisfactoria (Pacala, 1996). Uno de los principales retos de la ecología en el futuro será el comprender el papel de los procesos espaciales, junto a otros procesos tales como la competencia o la herbivoría, en el ensamblaje y organización de las comunidades. Esto requerirá la construcción de modelos estocásticos relativamente simples debidamente parametrizados y con un grado de detalle espacial que pueda ser interpretado analíticamente al menos para algunos casos singulares. Desde una perspectiva aplicada, el desarrollo de modelos predictivos en respuesta al cambio global difícilmente puede ignorar aspectos espaciales tales como la fragmentación o la dispersión (Purves *et al.*, 2006) que influyen de forma determinante sobre la resiliencia y dinámica de los ecosistemas.

Agradecimientos

El presente trabajo ha sido financiado por los proyectos CAM-UAH2005/2004, REN2000-745 (CICYT) y CGL2005-05830-C03-01/ BOS (CICYT). Agradecemos la invitación de Fernando Maestre y sus comentarios que han contribuido a mejorar este trabajo.

Anexo 1

Los modelos incluyen unas **variables de estado** que describen el estado del sistema a lo largo del tiempo (p.ej. el número de individuos de una población, N), y unas **ecuaciones** o **reglas numéricas** que indica de qué manera se interrelacionan las variables de estado (p.ej. $dN/dt = rN$), así como **parámetros** para configurar la dinámica (p.ej. r , tasa de crecimiento poblacional). En los **modelos analíticos** estas "reglas" se expresan mediante ecuaciones y en los **modelos numéricos**,

de **simulación**, o **computacionales**, la relación entre variables se materializa en un **código informático**. En los **modelos espacialmente explícitos** alguna de las variables de estado depende del espacio.

Ejemplo 1. *Modelo analítico en tiempo continuo y no espacial. Modelo de crecimiento poblacional exponencial.* En este modelo la tasa de crecimiento instantánea de la población (dN/dt) es proporcional al tamaño de la población mediante constante de proporcionalidad igual a la tasa de crecimiento relativo de la población (r) ($dN/dt = rN$). En este ejemplo la variable de estado es $N(t)$ que es el tamaño de la población $N(t)$ y r es un parámetro del modelo cuyo valor puede ser estimado experimentalmente. La resolución o integración de dicho modelo resulta en un modelo de crecimiento exponencial ($N(t) = N_0 e^{rt}$, en donde N_0 es el tamaño inicial de la población). Obsérvese que el espacio no se explicita en ninguna variable de estado y por tanto es un modelo no espacial.

Ejemplo 2. *Modelo numérico en espacio y tiempo discreto y espacialmente explícito: Autómata celular.* Podemos imaginar un tablero de ajedrez en el que el estado del sistema puede ser definido en cada instante por dos colores (blanco y negro) (por ejemplo espacio ocupado o vacante por una determinada especie). Las reglas de cambio del sistema en su conjunto pueden venir definidas en función de unas reglas locales que se aplican a cada celdilla. Así una celda puede cambiar de color en función del color de sus cuatro vecinos y esta regla se itera cada generación temporal. Habitualmente resulta muy complejo deducir unas ecuaciones de comportamiento general del sistema que nos indique de qué manera cambiará a lo largo del tiempo la fracción de blancos y negros en el tablero y la distribución espacial resultante. Por lo tanto no es un modelo analítico sino numérico y es espacialmente explícito en tanto que el estado del sistema (p.ej fracción del espacio ocupado por celdas negras en el tiempo $t+1$) depende de la configuración espacial observada en el tiempo t .

[Volver](#)

Referencias

- Antonovics, J., Thrall, P.H., Jarosz, A.M. y Stratton, D. 1994. Ecological genetics of metapopulations: the *Silene-Ustilago* plant-pathogen system. En *Ecological genetics*, (ed. Real, L.), pp. 146-170, Princeton University Press, Princeton, (New Jersey), USA.
- Bascompte, J. y Sole, R.V., 1994. Spatially induced bifurcations in single-species population-dynamics. *J. Anim. Ecol.* 63: 256–264.
- Bascompte, J y Solé, R. 1995. Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Tree* 10 (9): 361-366.
- Bolker, B.M. y Pacala, S.W. 1997. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical Population Biology* 52: 179-197.
- Bolker, B.M. y Pacala, S.W. 1999. Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *American Naturalist* 153: 575-602.
- Chesson, P. 2000a. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Chesson P. 2000b. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* 58: 211-237.
- Costa, M., Morla, C. y Sainz, H. 1998. Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica. Geoplaneta, Barcelona, España.
- Durrett, R. y Levin, S.A. 1994. Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B*, 343: 329-350.
- Ermentrout G. y Edelstein-Keshet, L. 1992. Cellular automata approaches to biological modelling. *Journal of Theoretical Biology* 160: 97–133.
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573 – 584.
- Hanski, I. y Gilpin, M.E. (eds). 1997. *Metapopulation biology: Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, London, UK.

- Hassell M.P., Comins, H.N., y May R.M., 1991. Spatial structure and chaos in insect population-dynamics. *Nature* 353: 255–258.
- Hastings, A. 2000. Ecology: The Lion and the Lamb Find Closure. *Science* 290: 1712-1713.
- Hardenberg J., Meron, E. Shachak, M. y Zarmi, Y. 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters* 87(19): 198101-4
- Holmes, E.E, Lewis, M.A., Banks, J. E. y Veit, R.R. 1994. Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology* 75:17-29.
- Jansen, V.A.A. y Sigmund, K. 1998. Shaken not stirred: On permanence in ecological communities. *Theoretical Population Biology* 54: 195-201.
- Lehman, C.L. y Tilman, D. 1997. Competition in spatial habitats. En *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*, (eds. Tilman, D. y Kareiva, P.), pp. 185-203, Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA.
- Levin, S.A. 1976. Population dynamics models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 287-311.
- May, R.M. 1995. Necessity and chance: Deterministic chaos in ecology and evolution. *Bulletin (New Series) of the American Mathematical Society* 32: 291-308.
- Olivieri, I., Michalakis, Y. y Gouyon, P.H. 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *American Naturalist* 146: 202-228.
- Ollinger, S.V., Aber, J.A. y Federer, C.A. 1998. Estimating regional forest productivity and water yield using an ecosystem model linked to a GIS. *Landscape Ecology* 13: 323-334.
- Pacala, S. W. y Silander Jr., J. A. 1985. Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single-species models of annuals. *American Naturalist*. 125: 385-411
- Pacala, S.W. y Tilman, D. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist* 143: 222-257.
- Pacala, S.W. 1996. Models of plant coexistence. En *Plant Ecology*, (ed. Crawley, M.C.). 2nd Edition Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Peterson, G.D. 2002. Estimating resilience across landscapes. *Conservation Ecology* 6: 17. [online] <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art17>
- Purves, D.W., Zavala, M.A, Ogle, K., Prieto, F. y Rey-Benayas, J.M. 2006. Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* (en prensa).
- Sato, K. y Iwasa, Y. 2000. Pair approximations for lattice-based ecological models. En: *The Geometry of Ecological Interactions* (eds. Dieckmann, U., Law, R. y Metz, J.A.J.), pp.227-251, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Silvertown, J. 2004. The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants. *Journal of Ecology* 92: 168–173.
- Solé, R.V. y Bascompte, J. 2006. Self-organization in complex ecosystems. Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- Tilman, D. y Kareiva, P. (eds.). 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA.
- Van de Koppel, J. y Rietkerk, M. 2004. Spatial Interactions and resilience in arid ecosystems. *American Naturalist* 163:113-

121.

Van de Koppel, J., Altieri, A. H. , Silliman, B. R., Bruno, J. F. y Bertness, M. D. 2006. Scale-dependent interactions and community structure on cobble beaches. *Ecology Letters* 9: 45-50.

Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Mac-Millan, New York, USA.

Zavala, M. 1999. A model of stand dynamics for holm oak-Aleppo pine forests. En *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. (eds. Rodà, F., Retana, J., Gracia, C. y Bellot, J.), pp. 105-117, Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Zavala, M.A. y Zea, E. 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* 171: 197-207.

Zavala, M.A. 2005. Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia. En *Ecología del bosque Mediterráneo en un mundo cambiante*, (ed. Valladares, F.), pp. 249-277, Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid, Spain.

Zavala, M.A., Urbieto, I.R., Bravo de la Parra, R. y Angulo, O. 2005. Modelos de proceso de la producción y dinámica del bosque Mediterráneo. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 14: 482-496.