

Modelado de invasiones biológicas: dinámica poblacional y formación de patrones espaciales

Sergio A. Cannas^{1,§}, Diana E. Marco², Sergio A. Páez³ y Marcelo A. Montemurro¹

1 – Facultad de Matemática, Astronomía y Física, Universidad Nacional de Córdoba, Ciudad Universitaria, 5000 Córdoba, Argentina.

2- Facultad de Ciencias Agropecuarias Universidad Católica de Córdoba, 5000 Córdoba, Argentina.

3- INTA, EEA Bariloche, Pasaje Villa Verde S/N, CC 277, 8400 San Carlos de Bariloche, Argentina.

1 INTRODUCCIÓN: ¿QUE SON LAS INVASIONES BIOLÓGICAS?

Entre las diferentes especies que componen una comunidad podemos distinguir dos tipos diferentes: aquellas que han coexistido con las restantes especies de la misma durante un período relevante desde el punto de vista ecológico y evolutivo, llamadas *nativas*, y aquellas que se originaron en una comunidad diferente y fueron introducidas posteriormente. Estas últimas se denominan *exóticas* y su cambio de comunidad se encuentra por lo general asociado a factores humanos, pudiendo ser intencional o accidental. Algunas de estas especies introducidas no consiguen sobrevivir en un medio ambiente extraño, al menos sin asistencia artificial. Otras, sin embargo, consiguen prosperar y comienzan a reproducirse, insertándose en la comunidad de manera permanente. Mas aún, frecuentemente estas especies exóticas compiten por recursos con una o más de las especies nativas, pudiendo inclusive provocar la extinción local de una o más de ellas. Una especie exótica puede no tener predadores locales que regulen su población en el nuevo ambiente. También es posible que los advenedizos estén mejor equipados que sus competidores nativos para el uso de algún recurso esencial (ej., agua).

Especies exóticas que consiguen establecerse y dispersarse de manera sostenida son conocidas como *invasoras* y el proceso mediante el cual se establecen en el nuevo ambiente se conoce como *invasión biológica*.

Existe una enorme cantidad de ejemplos de invasiones biológicas en todo el mundo, incluyendo todo tipo de especies, desde bacterias hasta mamíferos. Algunos de los ejemplos más conocidos comprenden la introducción intencional de animales y plantas domesticadas, tales como los relacionados con la producción de alimentos,

[§] Investigador Adjunto CONICET, Argentina.

productos textiles, etc. Este tipo de introducciones humanas ha tenido diversos efectos sobre el medio ambiente correspondiente. La experiencia muestra, por otra parte, que las introducciones accidentales tienen por lo general efectos negativos y en el presente las invasiones biológicas constituyen un problema mundial, el cual amenaza la estructura y el funcionamiento de muchos ecosistemas. De hecho, este es un efecto derivado de la llamada "globalización", mucho menos divulgado que otros cambios a escala planetaria, tales como el aumento global de la temperatura (Marco 2001).

¿Cuáles son los efectos de las invasiones biológicas? Tal vez el más importante sea la disminución en la biodiversidad, asociada con los cambios en las tasas de extinción debidos a la presencia de los invasores. Pero las invasiones pueden afectar de manera directa no solo aspectos biológicos sino también diversos aspectos ambientales tales como la hidrología, el clima, la composición del suelo, etc (Mack et al 2000). Estos efectos tienen en general un profundo impacto económico, tomando en cuenta su influencia en la agricultura, salud pública, etc. Sólo por dar un ejemplo, se ha estimado que el costo anual asociado a la presencia de especies invasoras en los Estados Unidos de Norte América supera la cifra de 138.000 millones de dólares americanos (Pimentel et al, 1999). Resulta, por lo tanto, de gran importancia alcanzar una comprensión profunda de este fenómeno, a fin de poder predecir *a priori* la capacidad potencial de invasión o *invasividad* de una especie antes de su introducción en un nuevo medio ambiente. En el caso de especies ya introducidas, por otra parte, sería importante el desarrollo de estrategias de control, a fin de frenar procesos invasivos indeseables.

A pesar de que la importancia de las invasiones biológicas ha sido reconocida hace más de 40 años (Elton, 1958) la mecánica de estos procesos no se comprende aún con profundidad, existiendo hasta el presente numerosos interrogantes sin respuestas adecuadas. Posiblemente la pregunta más importante sea: ¿qué características debe poseer una especie para comportarse como un invasor efectivo? Si bien hasta ahora no existe una respuesta completa a esta pregunta, sí existe bastante evidencia de que la respuesta no es simple. En otras palabras, la capacidad de invasión de una especie a un medio ambiente dado depende de numerosos factores, los cuales en general tienen que ser tomados en cuenta simultáneamente para poder brindar una predicción adecuada. El presente trabajo se relaciona con invasiones de especies vegetales leñosas (árboles y arbustos), para las cuales podemos citar entre los factores más importantes los diferentes aspectos de la historia de vida (esto es, características reproductivas y de crecimiento, tales como mecanismos de dispersión de semillas, propiedades de germinación, etc.), demografía (por ejemplo, tasas de mortalidad), factores ambientales (clima, características del suelo, hidrografía, etc.) e interacciones inter-específicas, tales como competencia entre nativos e invasores. Sin embargo, no está claro hasta ahora cuál es la importancia relativa de estos factores para los procesos invasivos. Esto ha dado lugar a una diversidad de hipótesis y conjeturas, las cuales son difíciles de corroborar o descartar a partir de resultados experimentales, ya que los mismos

frecuentemente presentan respuestas ambiguas al respecto, cuando no contradictorias. Es por lo tanto de gran interés disponer de modelos teóricos confiables que incluyan los diferentes factores considerados importantes para la descripción de este fenómeno, a fin de poner a prueba tales hipótesis. Sin embargo, este enfoque tiene una desventaja inevitable: el tratamiento analítico de un modelo matemático de tal complejidad se torna prácticamente inviable. En el caso de modelos basados en ecuaciones íntegro-diferenciales, por ejemplo, esto implica la necesidad de recurrir a soluciones aproximadas (ej., linealización), las cuales tienen validez limitada, o soluciones numéricas de las ecuaciones a través de una discretización de las variables, lo cual introduce un error adicional. Un enfoque alternativo consiste en utilizar modelos formulados directamente sobre la base de variables discretas. En este tipo de modelos, conocidos como *autómatas celulares*, las soluciones obtenidas en una computadora son las soluciones *exactas* de las ecuaciones involucradas y tienen la ventaja adicional de permitir una mayor flexibilidad que los modelos continuos en la interpretación de los parámetros involucrados (Cannas *et al*, 1999; Collingham *et al*, 1996; Higgins *et al*, 1996). En la sección 2 presentamos un autómata celular propuesto recientemente (Cannas *et al*, 2002), el cual describe la dinámica poblacional de varias especies leñosas interactuantes. El modelo incluye la mayoría de los aspectos estimados relevantes para el problema de invasión, donde la parametrización completa se basa en cantidades medibles (es decir, el modelo no posee parámetros libres que deban ser ajustados a partir de las soluciones del problema). En la sección 3 mostramos una confrontación entre predicciones del modelo y estimaciones sobre la base de datos experimentales.

Otro problema importante es cómo caracterizar el proceso invasivo. En otras palabras, ¿qué cantidad medible nos permitiría cuantificar la invasividad de una especie en relación a un habitat particular? Usualmente la invasión se caracteriza mediante las diferentes tasas de migración o dispersión, esto es, las diferentes velocidades que caracterizan el proceso de dispersión de la especie en un territorio. Si bien estas cantidades suelen ser bastante adecuadas, el cálculo preciso de las mismas no siempre resulta fácil. Tomemos un ejemplo. Una manera de estimar experimentalmente una tasa de dispersión consiste en medir la variación en el área de cobertura vegetal en fotografías aéreas digitalizadas, tomadas en diferentes tiempos. Para ello se necesitan fotografías de alta resolución tomadas a intervalos largos (típicamente décadas), las cuales son escasas (cuando existen). Resulta entonces de interés encontrar maneras alternativas de caracterizar el proceso invasivo. Las secciones 4 y 5 están dedicadas al análisis de diferentes tipos de patrones espaciales de distribución de individuos que pueden surgir como resultado de diferentes procesos de invasión. Estos patrones son invariantes por escala (esto es, fractales) y los resultados presentados en dichas secciones sugieren que las dimensiones fractales asociadas pueden resultar cantidades apropiadas para caracterizar la invasión.

Finalmente en la sección 6 presentamos una discusión general de los resultados.

2 EL MODELO

Vamos a presentar primero un autómata celular que representa la dinámica de dispersión de una única especie (sin interacción con otras). Posteriormente vamos a generalizar este modelo para incluir varias especies interactuantes.

El modelo para una especie aislada (Cannas *et al*, 2002) se define sobre una red cuadrada o grilla con $N = L_x \times L_y$ sitios o celdas, la cual representa el territorio. Cada celda no puede estar ocupada por más de un individuo adulto. Dado que los árboles adultos son en general intolerantes a la sombra, esta regla de exclusión fija la escala espacial del modelo, en el sentido de que el área de una celda unitaria en la red corresponderá al área promedio de la copa de un árbol adulto. Por ejemplo, para las especies consideradas en la sección 3 dicha área es de 25 m^2 , con lo cual la unidad de longitud de nuestro modelo (esto es, la distancia entre dos celdas de la red) es de 5 m .

A cada celda le asociamos una variable entera $a_i(t)$ que representa la edad del individuo en la celda al tiempo discreto t , donde la unidad de tiempo es de un año ($a_i(t) = 0$ representa una celda vacía). Esta escala de tiempo aparece naturalmente ya que vamos a considerar tasas de reproducción y muerte anuales. El estado de las variables se actualiza de forma paralela, esto es, los valores que adoptan todas las variables al tiempo $t+1$ se calculan simultáneamente para todas dependiendo de los valores de todas ellas al tiempo t .

Los parámetros reproductivos son incorporados en el modelo de la siguiente manera. Muchas especies de árboles producen periódicamente grandes cantidades de semillas. Estos eventos se suelen denominar "cosechas". Dentro del modelo suponemos que cada individuo maduro produce en una cosecha una cantidad promedio n de semillas. Vamos a sumir, por simplicidad, que todos los individuos son capaces de producir semillas. La dispersión de estas semillas se describe por medio de una función densidad $f(r)$, la cual representa la fracción del total de semillas producidas por el individuo que son depositadas en una unidad de área localizada a una distancia r del mismo. Esta densidad se encuentra normalizada en el plano completo, y en principio puede adoptar diferentes formas, dependiendo del mecanismo de dispersión particular de la especie. Cada una de las semillas tiene una probabilidad de germinar f_g . Individuos reproductivos o maduros, esto es, aquellos que producen semillas, son aquellos cuya edad es superior a t_m . El período entre cosechas de semillas (típicamente un año) lo denotamos por t_s .

Un factor importante para las invasiones biológicas es la posible presencia de *bancos de juveniles*. Los juveniles de algunas especies pueden desarrollarse bajo la sombra del parental, envejeciendo sin crecer. En otras palabras, el crecimiento de estos juveniles se detiene en cierto tamaño y los mismos no alcanzan la madurez reproductiva en tanto exista la sombra del parental. Cuando el parental muere uno de los hijos retoma su crecimiento y eventualmente alcanza la madurez

reproductiva. Para especies con bancos de juveniles incluimos otro parámetro para caracterizarlo t_j , el cual representa la edad promedio de los juveniles en el banco. Incluimos en el modelo dos probabilidades de supervivencia diferentes: q es la probabilidad de supervivencia anual de adultos, mientras que P_s es la probabilidad de supervivencia de juveniles, esto es, la probabilidad de que una plántula "recién nacida" sobreviva la etapa crítica (mas de uno o dos años). Esta distinción es importante, ya que en los árboles la mortalidad juvenil es en general mucho mayor que la de los adultos.

La dinámica del modelo es la siguiente. A cada paso de tiempo analizamos una a una las celdas de la red. Supongamos primero una celda i ocupada al tiempo t , esto es $a_i(t) \neq 0$. Si la especie no tiene banco de juveniles, entonces el individuo sobrevive y crece con probabilidad q , esto es $a_i(t+1) = a_i(t) + I$, o bien muere con probabilidad $1-q$ dejando la celda vacía $a_i(t+1) = 0$. Si la especie tiene banco de juveniles la regla es semejante, solo que en vez de dejar la celda vacía al morir es reemplazado por otro individuo del banco $a_i(t+1) = t_j$. Supongamos ahora una celda i vacía al tiempo t , esto es $a_i(t) = 0$. Esta celda podrá ser colonizada al tiempo $t+1$ con una probabilidad $p_i(t)$, la cual depende del número total de semillas $s_i(t)$ recibidas por la celda i provenientes de las restantes celdas. Vamos a definir la probabilidad de colonización $p_i(t)$ como la probabilidad de que *al menos* una de todas las semillas recibidas al tiempo t germine y que el correspondiente juvenil sobreviva hasta la etapa adulta. Asumiendo estos dos últimos eventos estadísticamente independientes resulta

$$p_i(t) = 1 - \left(1 - P_s f_g\right)^{s_i(t)} \quad (1)$$

¿Cómo se calcula $s_i(t)$? Supongamos $t_s = 1$. El número de semillas recibidas por la celda i provenientes de una celda j que aloja un árbol maduro ($a_j(t) > t_m$) es aproximadamente $n f(r_{ij})$, donde r_{ij} es la distancia entre las celdas; $s_i(t)$ se obtiene entonces sumando esta cantidad sobre todas las celdas que contienen árboles maduros. Si $t_s > 1$ cada árbol contribuye a esta suma cada t_s años.

¿Cuál es la elección apropiada de $f(r)$? Los árboles poseen diversos tipos de mecanismos para la dispersión de semillas, los cuales son resultados de adaptaciones evolutivas. En general no se espera que propiedades globales de la dinámica de la especie dependan de la forma detallada de esta función (ej., la velocidad de invasión) sino de algunas de sus propiedades estadísticas globales. Una de dichas propiedades es la presencia o ausencia de "colas largas" en la distribución¹. Si bien la mayoría de las especies leñosas presentan dispersión de semillas de corto alcance (esto es, dispersión caracterizada por una distribución $f(r)$

¹ La definición de "cola larga" en una distribución suele ser bastante ambigua en la literatura. En el presente trabajo asumimos que una distribución es de largo alcance, es decir tiene cola larga, si al menos uno de los momentos más bajos (primero o segundo) es infinito.

sin cola larga), existe la hipótesis que ciertas especies podrían presentar distribuciones de largo alcance. Esto implicaría que en dichas especies eventos raros de semillas dispersadas a grandes distancias se tornan probables, lo cual representaría una estrategia de invasión formidable, ya que la especie podría penetrar en bosques compactos arrojando semillas en los claros que se producen permanentemente. Esta hipótesis surgió cuando se intentaron explicar las migraciones post - glaciales de diferentes especies, tales como robles. Cuando los glaciares comenzaron su retirada en el hemisferio norte luego de la última glaciación, los bosques avanzaron sobre el área arrasada a una velocidad estimada de 1 Km/año (Delcourt et al, 1987). Modelos basados en dispersión de semillas de corto alcance (por ejemplo, modelos de reacción - difusión) con parametrizaciones realistas predicen velocidades entre 1 y 50 m/año (Skellam, 1951). Esta diferencia de dos órdenes de magnitud llevó a algunos autores a conjeturar la existencia de mecanismos de dispersión de semillas de largo alcance (Higgins et al, 1999). Ahora bien, qué tipo de mecanismo de dispersión de semillas es capaz de generar una distribución de ese tipo? El candidato más probable es la dispersión por viento. Algunas especies poseen semillas provistas de un ala con forma de hélice, tal que en presencia de vientos fuertes estas rotan y vuelan, pudiendo ser arrastradas a grandes distancias. Lamentablemente es sumamente difícil medir experimentalmente distribuciones de semillas, especialmente si estas presentan colas largas.

Para analizar este problema usamos dos modelos diferentes para la función $f(r)$. Para simular dispersión de corto alcance proponemos una función exponencial

$$f(r) = \frac{2}{\pi d^2} e^{-2r/d} \quad (2)$$

donde d es la distancia media de dispersión. Para simular dispersión de largo alcance proponemos una función algebraica ó ley de potencia del tipo

$$f(r) = \begin{cases} \frac{A}{r^\alpha} & \text{si } r \geq 1/2 \\ 0 & \text{si } 0 < r < 1/2 \end{cases} \quad (3)$$

donde A es una constante de normalización y $\alpha > 2$ para asegurar que la integral de $f(r)$ en todo el plano exista. Podemos esperar diferentes tipos de comportamiento en el modelo de acuerdo con el valor de α . Para $\alpha > 4$ los momento primero y segundo de esta distribución son finitos, con lo cual el Teorema del Límite Central es aplicable y por lo tanto el comportamiento resultará cualitativamente equivalente al de un modelo de corto alcance. Para $3 < \alpha \leq 4$ el segundo momento es infinito pero el primer momento es finito, con lo cual tenemos aún una distancia media de dispersión bien definida $d = (\alpha - 2)/2 (\alpha - 3)$. Para $2 < \alpha \leq 3$ tanto el primer como

el segundo momento son infinitos, con lo cual la distancia media de dispersión no está definida.

En el caso de varias especies interactuantes asociamos a cada una un autómata celular del tipo que acabamos de describir, cada uno con su propio conjunto de parámetros y todos ellos definidos sobre la misma red. De esta manera, cada sitio de la red tiene asociado más de una variable aleatoria discreta. Las interacciones entre especies se introducen acoplando las distintas variables dinámicas a través de reglas dinámicas definidas *ad hoc*. La interacción más general que vamos a considerar es *competencia*, a la cual tomaremos en un sentido bien amplio como competencia por el espacio. La regla asociada implica que variables dinámicas correspondientes a diferentes especies no pueden ser simultáneamente diferentes de cero en el mismo sitio. ¿Que ocurre con la colonización de sitios vacíos? En este caso contamos las semillas de cada una de las especies recibidas por el sitio, calculamos para cada especie su probabilidad de colonización (1) y comparamos las mismas con números aleatorios independientes. Si sólo una de todas las posibles especies tiene éxito en la colonización (es decir, el número aleatorio sorteado entre cero y uno resulta menor que la probabilidad correspondiente) la celda es ocupada por la misma y evoluciona de acuerdo a las reglas ya expuestas. Si más de una especie tiene éxito sorteamos la especie ganadora con alguna probabilidad que puede eventualmente depender de condiciones ambientales. El caso más simple es aquél en el cual todas las especies presentes utilizan de manera semejante los recursos naturales disponibles. En este caso la especie ganadora se sortea con equiprobabilidad entre las presentes. En caso contrario la probabilidad de la ganadora depende de variables ambientales, las cuales dependen del sistema particular. En la sección siguiente presentaremos un ejemplo de este último caso.

3 RESULTADOS DE CAMPO VS. SIMULACIONES NUMÉRICAS

A fin de comparar las predicciones del modelo con situaciones de invasión reales consideramos cuatro especies diferentes de los bosques serranos de la Provincia de Córdoba (Argentina), dos exóticas (*Gleditsia triacanthos* y *Ligustrum lucidum*) y dos nativas (*Lithraea ternifolia* y *Fagara coco*). *L. ternifolia* era la especie dominante en la mayor parte de estos bosques y en el presente está siendo fuertemente desplazada por diversas especies exóticas, de las cuales las principales son las arriba mencionadas. *F. coco* coexiste en menor proporción con *L. ternifolia* en algunas regiones. En la tabla I mostramos los valores de los parámetros obtenidos a partir de mediciones de campo. La dispersión de semillas en las cuatro especies en el hábitat estudiado es de corto alcance. Podemos ver de la tabla I que ambas exóticas poseen banco de juveniles, mientras que las nativas no.

Como condición inicial en todas las simulaciones consideramos un bosque denso de la nativa *L. ternifolia* con edades individuales aleatorias, localizado en una área rectangular con L_x sitios de ancho. En la base del área $y = 0$ colocamos una fila de invasores de alguna de las dos especies invasoras, con edades aleatorias entre 1 y t_m años. Esta configuración representa una situación típica de invasión, ya que

usualmente los invasores entran por los bordes de una región (rutas, ríos, etc.). En la figura 1 mostramos un patrón de invasión típico en dos tiempos diferentes, donde los puntos grises representan los individuos nativos, los negros son los invasores (*L. lucidum* en este caso particular) y los puntos blancos representan sitios vacíos. Vemos que los invasores forman una banda ancha que se mueve en la dirección vertical y , dejando detrás de sí un bosque denso de invasores. La existencia de banco de juveniles torna la invasión inevitable (con la consiguiente extinción local de los nativos), de manera que a tiempos suficientemente grandes el área completa estará ocupada por invasores.

parámetro	<i>G. triacanthos</i> (exotica)[1]	<i>L. lucidum</i> (exotica) [2]	<i>L. ternifolia</i> (nativa) [1]	<i>F. coco</i> (nativa) [3]
d [m]	15	30	5	5
n [sem/planta]	14000	15000	6000	6000
f_g	0.2	0.4	0.01	0.2
t_m [años]	7	6	20	5
t_s [años]	1	1	2	1
t_J [años]	5	5	0	0
q	0.96	0.96	0.98	0.93
P_s	0.4	0.8	0.3	0.5

Tabla I: Parametrización de las especies consideradas. [1] Marco & Páez, 2000; [2] Grau & Aragon, 2000, Lavergne *et al*, 1999; [3] Bertran de Solis, 1986.

A fin de caracterizar el proceso de invasión definimos el *frente de invasión* $h(x)$ como el valor de la coordenada y correspondiente al sitio más alejado de la base $y = 0$ ocupado por un invasor para cada valor de la coordenada x (ver figura 1). De esta manera podemos calcular la posición media del frente de invasión

$$\bar{h} = \frac{1}{L_x} \sum_{x=1}^{L_x} h(x) \quad (4)$$

en función del tiempo, la cual se promedia además sobre corridas correspondientes a diferentes condiciones iniciales y diferentes secuencias de números aleatorios.

Para el caso particular de *G. triacanthos* como invasor debemos incluir variables ambientales, ya que el nativo *L. ternifolia* posee la habilidad de establecerse en suelos rocosos y poco profundos; esta habilidad no es compartida por el invasor. En este caso introducimos un conjunto de parámetros de suelo binarios $\{c_i = 0, 1\}$: $c_i = 0$ nos dice que el la celda i posee suelo rocoso en tanto que si $c_i = 1$ la celda presenta suelo profundo. Estos parámetros son sorteados para cada celda al comienzo de las simulaciones y mantenidos constantes durante las mismas. La regla de colonización para celdas vacías es entonces la siguiente: si $c_i = 0$ la especie nativa gana siempre

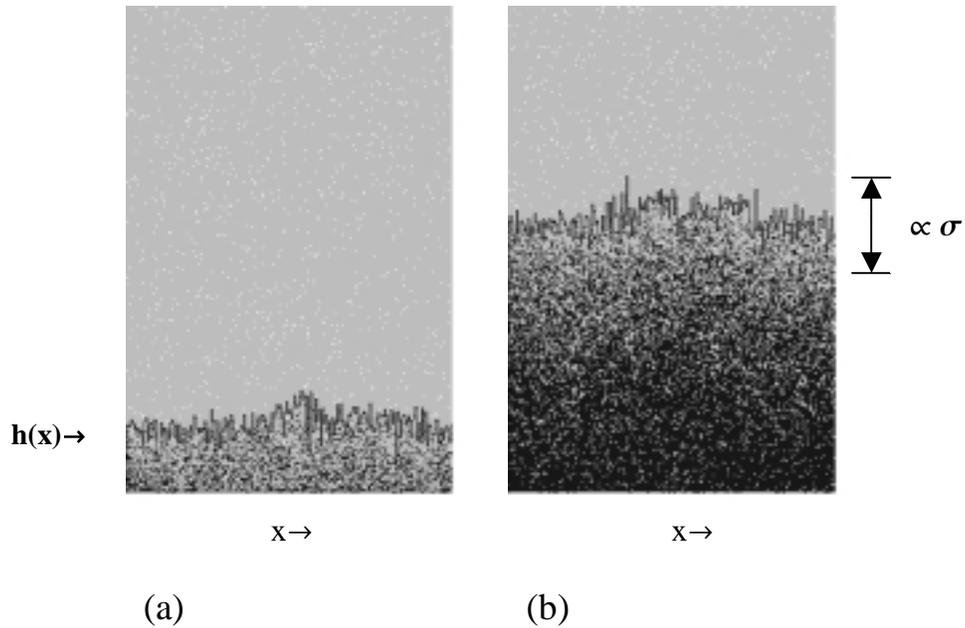


Figura 1: Simulación numérica de invasión de *L. lucidum* (sitios negros) en un bosque denso de *L. ternifolia* (sitios grises), para un área de simulación con 80×160 sitios; los puntos blancos corresponden a sitios vacíos. (a) $t = 50$ años; (b) $t = 150$ años.

(con probabilidad 1); si $c_i = 1$ el ganador se sortea con igual probabilidad (50%). Cuando el invasor es *L. lucidum* no utilizamos variables de suelo, ya que esta especie presenta la misma habilidad que el nativo.

En todos los casos el frente medio muestra el mismo comportamiento cualitativo,

esto es, luego de un corto período transitorio alcanza un régimen lineal $\bar{h} \approx Vt$, con una velocidad asintótica constante V . En el caso de una invasión por *G. triacanthos* llevamos a cabo simulaciones con mezclas aleatorias de sitios rocosos y profundos en diferentes proporciones. Se observa que la velocidad de invasión es mínima para el caso de suelo rocoso homogéneo ($c_i = 0$ para todo i) aumentando continuamente hasta alcanzar su valor máximo en el caso de suelo profundo homogéneo ($c_i = 1$ para todo i); dichos valores máximo y mínimo nos dan las cotas superior e inferior de la predicción del modelo acerca de la velocidad de invasión por *G. triacanthos*. En la tabla II mostramos una comparación entre las predicciones de nuestro modelo y estimaciones experimentales realizadas utilizando fotografías aéreas (Marco et al, 2002).

A fin de estudiar las predicciones del modelo en un proceso no invasivo simulamos la dinámica de ambas especies nativas *L. ternifolia* y *F. coco*. Se observa en este caso que a tiempos largos el sistema alcanza un estado estacionario, con densidades poblacionales de ambas especies constantes independientes de las condiciones iniciales; la proporción 2.3 entre ambas densidades predicha por nuestro modelo resulta consistente con el valor observado experimentalmente 2 ± 1 (Bertran de Solis, 1986).

invasor	experimental [m/año]	predicción del modelo [m/año]
<i>G. triacanthos</i>	2.5 - 4	1.9 - 4.4
<i>L. lucidum</i>	11 - 12.5	13.6

Tabla II

4 CRECIMIENTO FRACTAL DEL FRENTE INVASOR

Si observamos en detalle el frente invasor vemos que el mismo presenta cierta estructura que cambia en el tiempo (ver figura 1). Una manera de caracterizar esta estructura es estudiar el comportamiento del ancho promedio del frente, el cual resulta proporcional a la desviación standard

$$\sigma(t) = \sqrt{\frac{1}{L_x} \sum_{x=1}^{L_x} \left(h(x,t) - \bar{h}(t) \right)^2} \quad (5)$$

En la figura 2a se muestra el comportamiento típico de σ en función del tiempo, para diferentes anchos de la región de simulación L_x ; σ se promedia sobre diferentes condiciones iniciales y diferentes secuencias de números aleatorios.

Vemos que σ presenta tres regímenes temporales bien diferenciados: un régimen transitorio para tiempos cortos, independiente de L_x ; un régimen en el cual σ crece con una ley de potencia $\sigma \approx t^\beta$ a tiempos intermedios, donde el exponente β es independiente de L_x , al menos para valores grandes de L_x , y finalmente para tiempos mayores que cierto valor característico τ la desviación standard satura en un valor constante que depende de L_x . El tiempo² τ depende también de L_x y puede verse que ambas cantidades presentan una dependencia tipo ley de potencia en L_x . Esta fenomenología es característica de lo que se conoce como un proceso de "roughening"³, esto es, cierto conjunto de fenómenos de no-equilibrio asociados al crecimiento de interfases entre dos medios diferentes. El crecimiento de interfases

² Este tiempo puede definirse como la intersección de la recta t^β en el gráfico log-log y la recta horizontal definida por el valor de saturación.

³ Esta palabra inglesa, cuyo significado es la propiedad de un objeto de aumentar su rugosidad, no tiene traducción literal al castellano, por lo cual en este trabajo la utilizaremos como un término técnico.

se encuentra relacionado con una enorme variedad de fenómenos en la naturaleza, tales como el movimiento de un fluido en un medio poroso, crecimiento de superficies por deposición atómica, crecimiento de cultivos de bacterias, entre muchos otros (Vicsek 1992, Barabási, 1995). Pensemos, por ejemplo, en una gota de tinta depositada sobre un papel (medio poroso). La gota forma una mancha que crece, mostrando un borde o interfase bien definida entre las regiones manchada y no manchada. Si observamos el borde con un microscopio veremos que no es una línea suave sino bastante irregular. Mas aún, a medida que la interfase avanza se observa que el tamaño de las irregularidades aumenta, es decir, aumenta su rugosidad. El borde de un cultivo de células en una cápsula de Petri, bajo ciertas condiciones presenta propiedades semejantes. Si bien todos estos fenómenos tienen en general orígenes diferentes, existen ciertas características comunes a todos ellos, siendo una de las más notables el hecho de que la interfase presenta una estructura *auto-afín*. Un objeto auto-afín es un tipo particular de fractal, es decir, de objeto que presenta una invariancia de escala. Usualmente un fractal es *auto-semejante*, lo cual significa que es invariante por transformaciones de escala *isotrópicas*. Un objeto auto-afín es un fractal invariante ante una cierta transformación de escala *anisotrópica*, esto es, una transformación en la cual la escala espacial se amplifica en diferentes factores según la coordenada espacial.

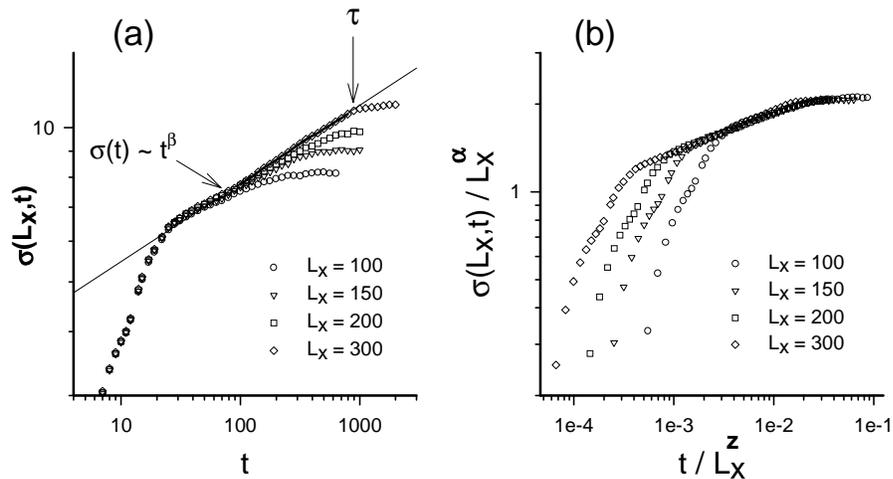


Figura 2: (a) Desviación standard del frente invasor de *G. triacanthos* en un bosque de *L. ternifolia* en función de t y de L_x . (b) El colapso de las curvas presentadas en (a) al re-escalar las variables verifica la forma de escala Ec.(6) para $\alpha = 2.94$ y $z = 1.93$.

Tomemos por ejemplo el caso que nos interesa, esto es, el frente invasor. Si la interfase a un tiempo dado puede ser descripta por una función univaluada o perfil $h(x)$, entonces el perfil es auto-afín si $h(x)$ satisface la propiedad⁴ $h(x) \approx b^{-\alpha} h(bx)$ donde $b > 0$ es un factor de escala arbitrario y $0 < \alpha < 1$ se conoce como el *exponente auto-afín* o *exponente de rugosidad*. Esta relación implica que el perfil resulta inalterado si realizamos un cambio de escala en un factor b en la dirección x y simultáneamente un cambio de escala en un factor *diferente* $b^{-\alpha}$ en la dirección y . Por otra parte, si realizamos una transformación de escala isotrópica en un factor b el perfil se deforma. A pequeñas escalas la auto-afinidad permite asociar una dimensión fractal local al perfil. Si $N(l)$ denota el número de cajas de dimensión lineal l necesarias para cubrir el objeto la relación de escala $N(l) \sim l^{-D}$ define una dimensión fractal de cubrimiento (“box dimension”) D . De la propiedad de auto-afinidad puede verse entonces que (Vicsek, 1992) $D = 2 - \alpha$, a escalas pequeñas (esto es, a escalas mucho menores que el tamaño del objeto) y $D = 1$ a escalas suficientemente grandes. Lo que esta propiedad nos dice es que “visto de lejos” el perfil aparece como una curva suave y continua (unidimensional), pero si nos acercamos lo suficiente (por ej., mediante un microscopio) el perfil muestra una estructura fractal, esto es, se pone de manifiesto su rugosidad. Por otra parte, si el objeto auto-afín tiene un tamaño finito $x \in [0, L_x]$, entonces puede verse que la desviación standard, calculada según la Ec.(5), escala como $\sigma(L_x) \approx L_x^\alpha$. ¿Cómo y por qué se desarrolla una estructura auto-afín a medida que la interfase se propaga? No existe una teoría única y general que explique el fenómeno de roughening. Sin embargo, los aspectos dinámicos globales de estos procesos se encuentran descriptos por una teoría fenomenológica la cual puede resumirse en la siguiente ley de escala (Vicsek, 1992):

$$\sigma(L_x) \approx L_x^\alpha F\left(\frac{t}{L_x^z}\right) \quad (6)$$

donde la función de escala $F(x)$ tiene los comportamientos asintóticos

$$F(x) \sim \begin{cases} x^\beta & \text{para } x \ll 1 \\ \text{const.} & \text{para } x \gg 1 \end{cases} \quad (7)$$

y $z = \beta / \alpha$. Esta relación implica la existencia de un tiempo característico $\tau \propto L_x^z$, tal que $\sigma \sim t^\beta$ para $t \ll \tau$ y $\sigma \sim L_x^\alpha$ para $t \gg \tau$, β y z se conocen como los exponentes de crecimiento y dinámico respectivamente. El colapso de las curvas mostrado en la Fig.2b confirma la ley de escala (6) en el caso del frente invasor, para valores no-triviales de los exponentes de rugosidad y crecimiento.

⁴ Para perfiles aleatorios, como en nuestro caso, esta propiedad se verifica en un sentido estadístico.

Nos preguntamos entonces acerca de la sensibilidad de los exponentes que caracterizan el proceso de roughening a variaciones en los parámetros de historia de vida de las especies involucradas. Es posible ver que la velocidad de invasión V depende principalmente de dos parámetros: la distancia media de dispersión d y la edad de madurez reproductiva t_m de la especie invasora; la dependencia de V con los restantes parámetros, tanto los relacionados a la especie invasora como a la nativa, es logarítmica o más débil aún (Cannas et al, 2002). Así, calculamos los exponentes independientes α y z para diferentes combinaciones de valores de d y t_m , manteniendo fijos los restantes parámetros. Observamos que α es muy sensible a variaciones de d y t_m , mientras que z se mantiene prácticamente constante con un valor cercano a 2 (dentro de la banda de error) para todas las combinaciones de d y t_m utilizadas. En la figura 3 mostramos en un gráfico paramétrico la dimensión fractal local $D = 2 - \alpha$ vs. la velocidad de invasión V , esto es, cada punto en este gráfico corresponde a los valores calculados de α y V para cada par particular de valores de d y t_m . Vemos que todos los puntos en esta figura parecen caer en una misma curva, la cual satura en un valor $D \approx 1.8$ para valores grandes de V . En otras palabras, este resultado nos sugiere que la dimensión fractal local del frente de invasión es una función *univaluada*, *monótona creciente* de la velocidad de invasión. Tenemos así una relación entre una propiedad dinámica (velocidad) y una propiedad puramente geométrica (dimensión fractal), la cual podría, en principio, ser *medida* en una fotografía aérea de alta resolución digitalizada. De esta manera,

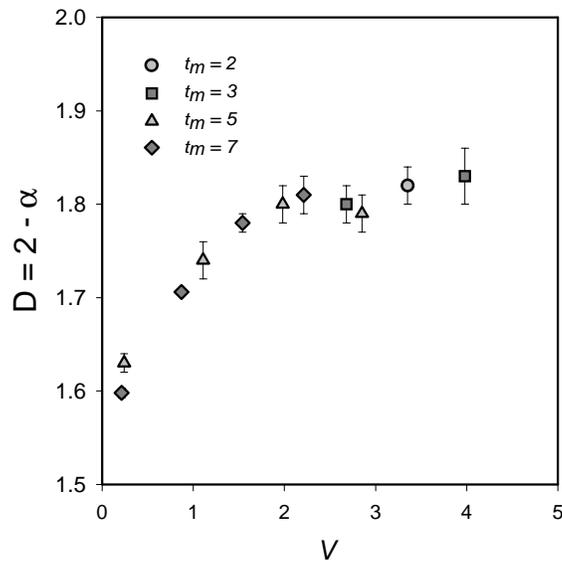


Figura 3: Gráfico paramétrico de la dimensión fractal local vs. La velocidad de invasión (en unidades de parámetro de red/año).

podríamos a partir del resultado anterior estimar la velocidad de invasión utilizando una única foto, al menos en el caso de un invasor con dispersión de semillas de corto alcance y en presencia de un competidor nativo fuerte.

5- DISPERSION DE SEMILLAS DE LARGO ALCANCE Y FORMACIÓN DE PATRONES ESPACIALES

A fin de analizar la influencia de la dispersión de semillas de largo alcance simulamos la propagación a partir de un foco central, esto es, iniciamos las simulaciones con un único individuo maduro localizado en el centro de un área cuadrada. Para distinguir entre los efectos de la interacción y de la estrategia de dispersión de semillas despreciamos en este caso la competencia, esto es, consideramos la propagación de una especie aislada en un área libre de competidores. Para estudiar la influencia del rango de dispersión fijamos todos los parámetros de historia de vida en un conjunto típico de valores y variamos el exponente α de la Ec.(3).

En las figuras 5a y 5b mostramos la diferencia entre los patrones espaciales típicos generados por distribuciones de dispersión de corto y largo alcance respectivamente; la parametrización es exactamente la misma en ambos casos.

El patrón generado por la distribución de corto alcance consiste en un único parche de vegetación compacto de forma aproximadamente circular rodeado de unos pocos individuos aislados. A tiempos grandes el radio medio de este parche crece a velocidad constante⁵.

El caso con dispersión de largo alcance es bastante más complejo. En los primeros años se observa también un único parche de vegetación grande, pero con un borde más irregular y rodeado de unos pocos parches pequeños y una mayor cantidad de individuos aislados, ampliamente distribuidos. Luego de cierto tiempo característico, el cual depende principalmente de t_m , observamos la aparición repentina de una distribución de parches de diferentes tamaños, incluyendo algunos bastante grandes (además del parche principal). Esto ocurre cuando la primera generación de descendientes del árbol primigenio alcanza la madurez; dado que algunos de esos descendientes se encuentran a gran distancia de su progenitor éstos constituyen focos secundarios de propagación, cuyos respectivos parches de descendientes se desarrollan antes de ser alcanzados por el parche principal. A medida que transcurre el tiempo el parche principal continúa creciendo y absorbe los parches secundarios más cercanos, generando un borde con una estructura altamente compleja, la cual se torna auto-semejante (fractal) a tiempos grandes; simultáneamente nuevos parches son creados continuamente. Este patrón espacial predicho por el modelo concuerda cualitativamente con el observado en

⁵ Si bien en este caso también se observa roughening, el exponente de rugosidad es bastante más grande que en el caso interactuante, con valores cercanos a uno, con lo cual la rugosidad es sumamente baja.

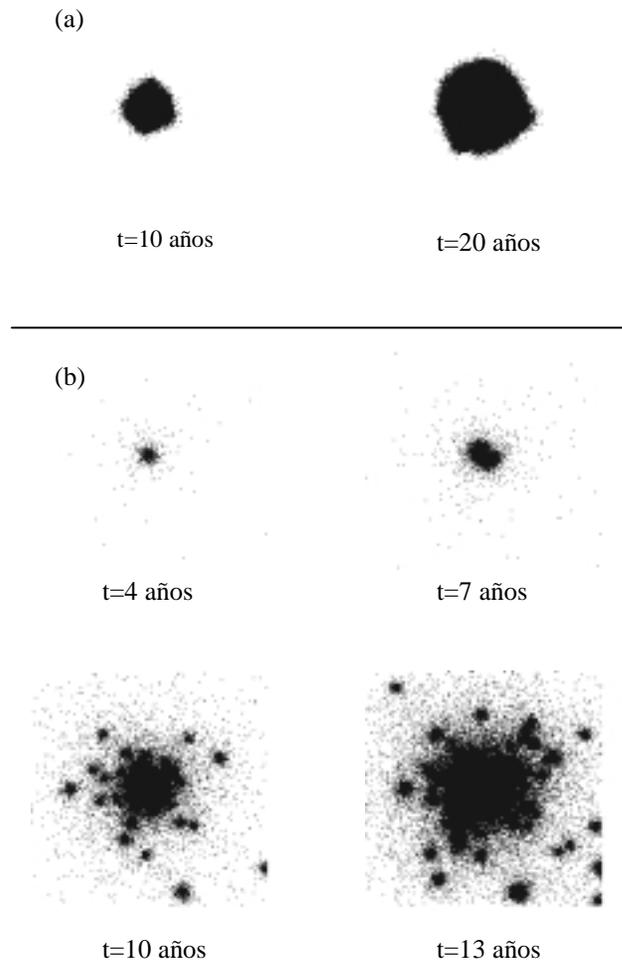


Figura 4: Patrones espaciales generados por (a) dispersión de corto alcance, Ec.(2) y (b) dispersión de largo alcance, Ec.(3), en un área de simulación de 200 x 200 celdas y parámetros de *G. triacanthos*.

Cristoptegia grandiflora (un arbusto invasor con dispersión de semillas por viento) en el noreste de Australia (Grice et al, 2000).

La dimensión fractal D del borde del parche principal puede calcularse, a tiempos fijos, usando el método de “box counting” (Vicsek, 1992). En la figura 5 mostramos D en función del tiempo para diferentes valores del exponente α de la Ec.(3), donde algunas de las curvas corresponden a valores de α tales que la distribución tiene primer momento infinito ($2 < \alpha \leq 3$) y las restantes a distribuciones con primer momento finito ($3 < \alpha \leq 4$). Vemos que en todos los

casos D satura en un valor finito a tiempos grandes; este valor es independiente de α con un valor promedio $D = 1.73 \pm 0.03$ para distribuciones con primer momento infinito. La independencia de α de propiedades físicas del sistema, cuando α es tal que el primer momento diverge es característica de los sistemas con interacciones que decaen como $1/r^\alpha$ (Cannas 1998, Gleiser et al 2000).

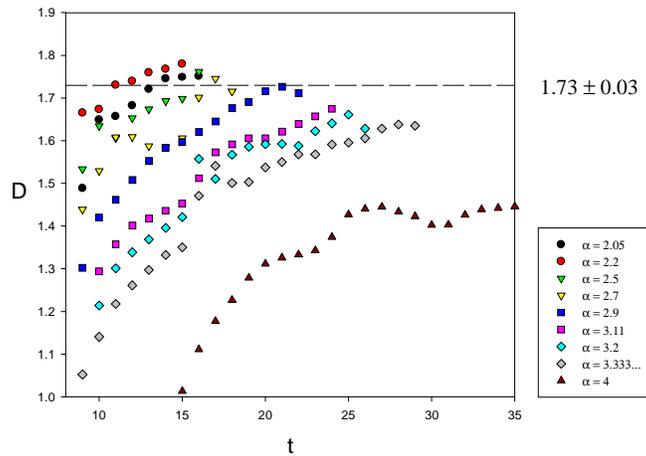


Figura 5: Dimensión fractal del borde del parche principal para $L_x = 1024$.

5- DISCUSIÓN

Hemos visto cómo diferentes tipos de patrones espaciales fractales pueden desarrollarse durante procesos de invasión biológica. Estos patrones resultan exclusivamente de aspectos relacionados con la dinámica poblacional de las especies involucradas, sin relación con las características del medio ambiente. Hemos visto además como estos patrones pueden tornarse estacionarios a tiempos grandes, pudiendo por lo tanto ser caracterizados por una dimensión fractal bien definida. En particular hemos mostrado que la competencia entre una especie invasora y otra nativa puede llevar bajo ciertas circunstancias a la aparición de un frente invasor auto-afín, el cual resulta de un proceso de ‘‘roughening’’. La dimensión fractal local de dicho frente auto-afín es proporcional a la velocidad media de invasión, de manera que frentes invasivos muy rugosos se encuentran asociados a procesos rápidos. Estos resultados sugieren una posible técnica de estimación de velocidades de invasión, a través del análisis de las propiedades fractales de frentes invasivos en fotografías aéreas digitalizadas, al menos en procesos avanzados (tiempos grandes). Por otra parte, la aparente independencia del

exponente dinámico z de los detalles de historias de vida de las especies sugiere la posibilidad de obtener estimaciones acerca del comportamiento del sistema a tiempos grandes (esto es, la estimación de la velocidad de invasión usando el exponente α) utilizando registros tomados a tiempos cortos del exponente de crecimiento β . En otras palabras, el estudio de esta cantidad permitiría una predicción *temprana* acerca del comportamiento a largo plazo de un invasor potencial. Vimos además que mecanismos de dispersión de semillas de largo alcance también generan patrones espaciales estacionarios sumamente particulares, los cuales pueden servir como una confirmación indirecta acerca del tipo de distribución de semillas. En este caso la dimensión fractal del borde del parche principal depende fuertemente del exponente α de la cola de la distribución, incrementándose al decrecer α hasta alcanzar un valor que se mantiene constante para $2 < \alpha \leq 3$. Es claro que a medida que decrece el exponente α la cola de la distribución es mayor y por ende el proceso de invasión mas rápido (en este caso la velocidad de invasión no es constante). De esta manera vemos que también en este caso procesos rápidos aparecen asociados con dimensiones fractales grandes.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con apoyo financiero de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba, la Agencia Córdoba Ciencia (Córdoba, Argentina) y CONICET (Argentina).

BIBLIOGRAFIA

Barabási A. L. & Stanley H. E., 1995, "Fractal concepts in surface growth", Cambridge University Press'.

Bertran de Solis M. A., 1986, Technical Report UNEP-UNESCO MAB-6, 97.

Cannas S. A., 1998, "Phase diagram of a stochastic cellular automaton with long range interactions", *Physica A* **258**, 32-44.

Cannas S. A., Páez S. A. & Marco D. E., 1999, "Modeling Plant Spread in Forest Ecology using Cellular Automata", *Computer Physics Communications* **121**, 131-135.

Cannas S. A., Marco D. E. & Páez S. A., "Modeling biological invasions: species traits, species interactions, and habitat heterogeneity", *sometido para publicación*; también en <http://tero.fis.uncor.edu/~cannas>.

Collingham Y.C., Hill M.O. & Huntley B., 1996, "The migration of sessile organisms: a simulation model with measurable parameters", *Journal of Vegetation Science* **7**, 831-846.

Delcourt D.A. & Delcourt H.R., 1987, "Long term forest dynamics of the temperate zone", Springer, New York.

Elton D. E., 1958, "The ecology of invasions by animals and plants", Methuen and Company, London.

Gleiser P.M., Tamarit S.A. & Cannas S.A., 2000, "Self-organized criticality in a model of biological evolution with long-range interactions", *Physica A* **275**, 272-280.

Grau H. R. & Aragon R., 2000, *Ecología de árboles Exóticos en las Yungas Argentinas*, LIEY, Argentina.

Grice A.C., Radford I.J. & Abbot B.N., 2000, "Regional and landscape patterns of shrub invasion in tropical savannas", *Biological Invasions* **2**, 187-205.

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**, 2043-2054.

Higgins S. I. & Richardson D. M., 1999, "Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal", *The American Naturalist* **153**, 464-475.

Lavergne C., Rameau J. C. & Figier J., 1999, "The invasive woody weed *Ligustrum robustum* subsp. *walkeri* threatens native forest on La Reunión", *Biological Invasions* **1**, 377-392.

Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale WM, Evans H., Clout M & Bazzaz F.A., 2000, "Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control", *Ecological Applications* **10**, 689-710.

Marco D.E., 2001, "Las invasiones biológicas: otro aspecto de la globalización", *Temas* (SECyT, Universidad Nacional de Córdoba) **7**, 20-23.

Marco D. E. & Páez S. A., 2000, "Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* montane forests of central Argentina", *Environmental Management* **26**, 409-419.

Marco D.E., Páez S.A. & Cannas S. A., 2002, "Species invasiveness in biological invasions: a modeling approach", *Biological Invasions*, *en prensa*.

Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D., 1999, "Environmental and economic costs associated with non-indigenous species in the United States", http://www.news.cornell.edu/releases/Jan99/species_costs.html.

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

Vicsek T., 1992, "Fractal growth phenomena" (2nd Ed.), World Scientific