

AC: SIMULACIÓN ESPACIAL DE LA DINÁMICA DE UNA POBLACIÓN SUJETA A PERTURBACIONES

D.H. RUIZ MORENO[†], P. FEDERICO[‡], G.A. CANZIANI[#]

Grupo de Ecología Matemática
Universidad Nacional del Centro de la Pcia. de Bs. As.
7000 Tandil, Argentina.

[†] - Facultad de Ciencias Exactas,
druiz@exa.unicen.edu.ar

[‡] Dpto. Matemática, Facultad de Ciencias Exactas,
CIC Pcia. de Buenos Aires
pfederi@exa.unicen.edu.ar

[#] Dpto. Matemática, Facultad de Ciencias Exactas,
canziani@exa.unicen.edu.ar

Abstract— La introducción de una componente espacial en cadenas de Markov lleva a una clase de Autómatas Celulares (AC) llamados cadenas de Markov espacio-temporales. Este trabajo es el resultado de complementar con un AC un modelo de dinámica metapoblacional (MM) de una especie sujeta a perturbaciones basado en una cadena de Markov no lineal no homogénea.

El estado global del sistema está dado por el porcentaje de ocupación de celdas (parches) por la especie. Se verifica la existencia de estados de equilibrio estables coincidentes con los obtenidos a partir del modelo Markov. Es importante destacar que la existencia de un estado de equilibrio implica que la proporción de parches ocupados permanece constante permitiendo variaciones a nivel local, las cuales son observables en el AC.

El AC desarrollado nos permite estudiar estrategias de distribución espacial y su relación con umbrales de porcentaje de ocupación mínimos para evitar la extinción, radios de colonización de la especie y el análisis de perturbaciones de probabilidad no constante en los procesos que controlan la dinámica.

Keywords— Autómata celular, distribución espacial, modelo de ocupación de parches.

I. INTRODUCCION

Los modelos espacialmente explícitos están siendo muy aplicados en Ecología, ya que la distribución espacial de las poblaciones puede afectar profundamente la dinámica poblacional y el ámbito del paisaje (Phipps 1992; Durrett & Levin, 1994; Tilman & Kareiva, 1997; Balzter *et al.*, 1998; Caswell & Etter, 1999; Hansky 1999; Hill & Caswell, 1999; Alonso & Solé, 2000; Liu *et al.* 2000;

Neubert & Caswell, 2000). Los modelos pueden clasificarse en dos categorías: los *modelos espacialmente explícitos*, donde las componentes espaciales a nivel paisaje y nivel local son ambas especificadas, y los *modelos espaciales promedio*, que dependen sólo de los valores promedio del patrón espacial. Ejemplos de modelos de este último tipo son los metapoblacionales (Caswell & Cohen, 1991; Barradas & Cohen, 1994; Barradas *et al.*, 1996; Barradas & Canziani, 1997; Hanski, 1999; Federico & Canziani, 2000)

En este trabajo construimos un modelo espacialmente explícito bajo un planteo de AC con el objeto de complementar un modelo metapoblacional (MM) estudiado analíticamente (Barradas & Canziani, 1997; Federico & Canziani, 2000). El MM en el cual nos basamos describe la proporción de parches de un paisaje ocupados por una especie sujeta a perturbaciones de probabilidad densodependientes afectando al proceso de colonización o de persistencia.

El AC nos permite, además de verificar resultados obtenidos (proporciones equilibrio) analíticamente en el MM, analizar aspectos relacionados directamente con la dinámica local, tales como estrategias de distribución espacial y su relación con umbrales de porcentaje de ocupación mínimos para evitar la extinción, o radios de colonización de la especie. También facilita el análisis de perturbaciones de probabilidad no constante en todos los procesos que controlan la dinámica.

II. CONSTRUCCIÓN DEL MODELO

A. Modelo Metapoblacional

Este modelo considera un ecosistema, ocupado por una especie que hipotéticamente no interactúa con otras, dividido en un número infinito de parches idénticos,

cada uno de los cuáles puede estar ocupado (estado 1) o vacío (estado 0). El estado global del sistema está dado por la proporción de parches ocupados en el tiempo t .

Los procesos considerados son la colonización de parches vacíos, la persistencia de la especie en un parche ocupado y las perturbaciones que afectan a ambos.

La colonización de parches vacíos ocurre de acuerdo a una diseminación aleatoria de los individuos de la especie descrita por una distribución de Poisson. La probabilidad de que un parche sea ocupado está dada por:

$$C(y) = 1 - \exp(-dy), \quad (1)$$

donde $y(t)$ representa la proporción de parches ocupados en el tiempo t y $d \geq 0$ representa el coeficiente de dispersión de la especie.

Las perturbaciones que afectan el proceso de colonización ocurren con probabilidad $f(y)$ y las que afectan al proceso de persistencia con probabilidad $g(y)$. Este tipo de perturbaciones representa diferentes fenómenos, tales como incendios, competición, o factores ambientales, todos densodependientes.

La proporción de parches ocupados en el tiempo $(t + 1)$ esta dada por:

$$y(t + 1) = (1 - y(t))C(y(t))(1 - f(y(t))) + y(t)(1 - g(y(t))) \quad (2)$$

Bajo estas hipótesis, en Barradas & Cohen (1994) las perturbaciones fueron consideradas constantes. En Barradas & Canziani (1997) se consideró $f(y)$ constante y $g(y)$ no constante, es decir, se le asignaron distintas funciones de probabilidad densodependientes. En Federico & Canziani (2000) se estudió la situación simétrica, es decir, la probabilidad de perturbación densodependiente en la colonización y constante en el proceso de persistencia. En todos los trabajos fueron encontrados diferentes estados de equilibrio según las condiciones planteadas y en particular en los dos últimos se detectaron soluciones periódicas.

Con el modelo espacialmente explícito desarrollado en el presente trabajo se complementan los modelos presentados en los trabajos anteriores. Además es posible analizar la dinámica cuando ambas probabilidades de perturbación son no constantes, lo cual es prácticamente intratable desde el punto de vista analítico.

B. Autómata Celular

Con el autómata celular se desarrollaron dos modelos, uno básico, análogo al MM de Federico & Canziani (2000), considerando las mismas hipótesis y procesos, y otro ampliado, basado en el anterior pero que permite estudiar otras situaciones incluyendo algunas modificaciones en las hipótesis. Este último intenta incorporar más detalles con el objeto de modelar situaciones más realistas y complejas.

El MM supone un paisaje dividido en un número infinito de parches, lo cual no es trasladable al AC dado

que la cantidad de parches o celdas debe ser finita. Esto conlleva un proceso de discretización de la variable porcentaje de parches ocupados, que pasa de ser continua a discreta en el AC. Si se tienen n^2 celdas, la variable tomará $n^2 + 1$ valores, con lo cual, al querer establecer comparaciones entre un valor tomado por la variable continua y otro por la variable discreta, se debe tener en cuenta el error introducido por la discretización que resulta menor que $\frac{1}{2n^2}$.

Celdas Vecinas

En el modelo básico, que llamaremos (i), se respeta la hipótesis hecha sobre el proceso de colonización: los nuevos individuos se distribuyen aleatoriamente en el ecosistema siguiendo una distribución de Poisson. Esto es equivalente a decir que desde una celda ocupada en el tiempo t se puede ocupar cualquier celda en el tiempo $t + 1$ con cierta probabilidad $C(y)$. Traducido al AC esto significa que cada celda es vecina de todas las celdas de la matriz, sin importar su situación de cercanía espacial.

En el caso del modelo ampliado se deja de lado la suposición anterior. Para considerar tal situación de un modo más realista, los vecinos se definen de la siguiente manera. Dada una matriz M de dimensión $n \times m$, se define una submatriz cuadrada V de dimensión impar. La celda central de V se desplaza recorriendo M en su totalidad y la superposición de V sobre M determina los vecinos para cada celda central.

Un caso un poco especial es que V coincida con M , en donde cada celda es vecina de todas las celdas y se está en la situación (i). La implementación actual permite considerar a la submatriz con dimensiones (i) coincidentes con las de M (donde M es cuadrada), (ii) 3×3 celdas, radio 1, y (iii) 5×5 celdas, radio 2. Se define el radio de la matriz V de dimensión n como $n^{-1/2}$.

Bordes

En el modelo básico los procesos que afectan a las celdas ubicadas en el borde de la matriz dependen del estado global del sistema determinado por todas las celdas de la matriz. Esto significa que, si bien geoméricamente existen celdas en el borde, para el modelo no existe borde.

En el modelo ampliado las celdas que están en el borde de la matriz son celdas que geoméricamente representan la frontera del paisaje considerado. Teniendo en cuenta la definición de celdas vecinas en los casos (ii) y (iii) se ve claramente que una celda que se encuentra a distancia de la frontera menor que el radio de V tiene problemas en la determinación de sus celdas vecinas. Hay varias opciones para solucionar este problema. En este caso elegimos definir como vecinas de la celda las celdas que se encuentran en la intersección de las matrices M y V , por considerar que esta definición "vecinos absorbentes" es la más realista.

Reglas de Transición

Las reglas de transición están determinadas a partir de los procesos de colonización, de persistencia y de las perturbaciones que los afectan con sus respectivas probabilidades.

En el MM los procesos ocurren simultáneamente en cada paso de tiempo. Esta simultaneidad de los procesos se traslada al AC almacenando el estado de cada celda en el tiempo $t + 1$ en una matriz temporal y luego actualizando el estado del sistema de una sola vez. Cabe notar que el orden de los procesos de actualización afecta la dinámica (Ruxton & Saravia, 1998).

En el modelo básico las probabilidades de que ocurran los procesos en el instante $t + 1$ están determinadas por las funciones de probabilidad del MM de referencia que dependen a su vez del estado global del sistema en el tiempo t .

A diferencia del caso anterior, en el modelo ampliado las probabilidades de que ocurran los procesos en cada celda están determinadas sólo por la proporción de parches ocupados dentro de la vecindad de la misma. Además, la probabilidad de colonización en este caso queda determinada por un parámetro constante en lugar de la distribución de Poisson, dado el reducido número de celdas.

En ambos modelos, una vez calculada la probabilidad de que ocurra un proceso determinado en una celda en particular, este valor de probabilidad se compara un número aleatorio distribuido uniformemente en el intervalo $[0,1]$ generado para dicha celda y se determina la ocurrencia efectiva o no del proceso.

III. SIMULACIONES Y RESULTADOS

El software desarrollado permite la elección por parte del usuario de las funciones de probabilidad de perturbación en los procesos de persistencia y colonización pertenecientes a las siguientes familias de funciones, que tienen interpretación biológica:

- I. $p(y) = 1 - \frac{y^2}{k + y^2}, k > 0$
- II. $p(y) = k(1 - y^2), 0 < k \leq 1$
- III. $p(y) = \beta y^\alpha, 0 < \beta \leq 1, \alpha > 0$
- IV. $p(y) = \beta \frac{\cos(2\pi y + 1)}{2}, 0 < \beta \leq 1$
- V. $p(y) = w, 0 \leq w \leq 1$

Con respecto a la elección de celdas vecinas, es posible elegir: (i) toda la matriz (modelo básico) y el parámetro de dispersión d en la probabilidad Poisson, (ii) vecinos de radio 1 y (iii) vecinos de radio 2 (modelo ampliado) con su respectivo parámetro de probabilidad de colonización (constante). También es posible definir el tamaño de la matriz $n \times n$ y las condiciones iniciales de ocupación, tanto en porcentaje inicial de ocupación como en su distribución espacial (aleatoria o estructura-

da en un bloque). A la configuración de estas opciones las llamaremos "corrida".

Para analizar cada situación elegida se realizaron 100 corridas de 500 pasos de tiempo.

Los estados de equilibrio y^* (porcentaje de ocupación equilibrio) para el MM fueron calculados numéricamente resolviendo la ecuación:

$$y^* = (1 - y^*)C(y^*)(1 - f(y^*)) + y^*(1 - g(y^*)) \quad (3)$$

obteniéndose, además, condiciones de existencia y estabilidad de los mismos en función de los parámetros.

Los estados de equilibrio para el AC fueron obtenidos a partir de las simulaciones. En primer lugar se calcula una "corrida promedio" en la cual el estado del sistema en el tiempo t es el promedio de los porcentajes de ocupación para el tiempo t de todas las corridas realizadas. Consideramos que esta corrida promedio alcanza un estado de equilibrio si la pendiente de la recta de regresión lineal (tiempo vs. porcentaje de ocupación) de las últimas 200 iteraciones tiene pendiente menor que 10^{-6} , obteniéndose un valor de equilibrio y^* como promedio de los 200 últimos estados del sistema para cada situación planteada (100 corridas).

A. Verificación del Modelo Metapoblacional

A continuación se detalla la metodología para la verificación a partir de una situación planteada. Se toma para la probabilidad de perturbación en la colonización una función de la Familia I con $k=0.2$, la probabilidad de perturbación en la persistencia una función de la Familia V con $w=0.5$, y la opción (i) para celdas vecinas con $d=5$. El modelo analítico presenta tres estados de equilibrio: $y_1^* = 0$ estable, $y_2^* = 0.2433929$ (inestable) e $y_3^* = 0.5107807$ (estable).

Los resultados obtenidos de las simulaciones con el AC, en cuanto a estados de equilibrio estables y porcentajes de ocupación inicial mínimos para que la especie no se extinga, son perfectamente comparables tanto para esta situación en particular como para los casos que combinen otros parámetros y funciones de probabilidad.

Si el porcentaje de ocupación inicial es apenas menor que el estado de equilibrio inestable, la mayoría de las poblaciones se extingue rápidamente. Con un porcentaje inicial del 24% de parches ocupados sólo el 6% de las poblaciones simuladas alcanzaron el estado de equilibrio estable no trivial. Por el contrario, para porcentajes iniciales mayores a y_2^* en el 100% de las corridas las poblaciones sobreviven alcanzando el estado de equilibrio y_3^* (Fig. 1).

En todas las simulaciones se estimó el tiempo medio aproximado en el que la población alcanza el estado de equilibrio no trivial, resultando que a medida que el

porcentaje de ocupación inicial aumenta, el tiempo disminuye (Fig. 1).

En cuanto a las distribuciones espaciales iniciales diferentes, el análisis de distribución aleatoria vs. distribución en bloque no detecta la existencia de cambios significativos en la dinámica del sistema. Esto es fácilmente explicable dado que la relación de vecindad real entre las celdas no se corresponde con el agrupamiento geométrico o sentido de vecindad natural de una distribución en bloque.

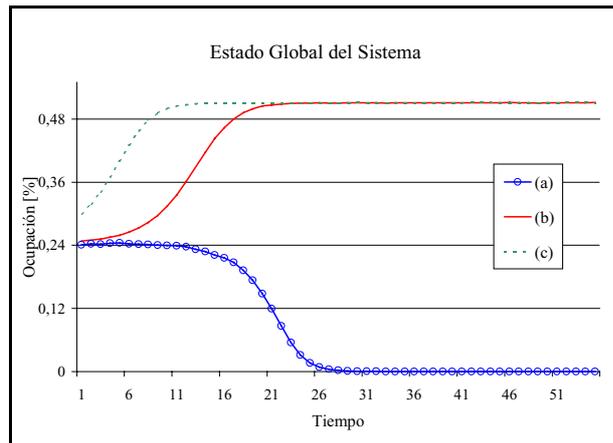


Figura 1 – Estado Global del Sistema partiendo de distintos porcentajes iniciales de ocupación distribuidos aleatoriamente: (a) 24%, (b) 25%, (c) 30%.

B. Resultados del modelo ampliado

A fin de que las corridas de este modelo fueran en cierta forma comparables con las realizadas en el apartado A se utilizó la siguiente metodología. En primer lugar se calculó el valor de la probabilidad de colonización para el porcentaje de ocupación equilibrio $C(y_3^*) = C(0.51)$ obteniéndose una probabilidad aproximada de colonización constante de 0.92. Dado que esta probabilidad es cercana a 1, el umbral de ocupación inicial que lleva al estado de equilibrio estable no trivial que asegure la supervivencia disminuye abruptamente. En todas las corridas las poblaciones alcanzan un estado de equilibrio no trivial $y^* = 0.503$, aún con porcentajes iniciales de ocupación mínimos. Observar que, aún cuando en este modelo ampliado no se respetan todas las hipótesis del MM, la diferencia entre los valores del equilibrio estable no trivial en uno y otro caso es despreciable.

Si bien en el estado global no se observan diferencias notables, a nivel local la situación reflejada por el modelo ampliado es muy otra. En efecto, la limitación del radio de vecindad describe la incapacidad de una especie de exceder cierta distancia para colonizar parches vacíos en un paso de tiempo prefijado. Eso no se da en el modelo básico donde todas las celdas son vecinas de todas.

Al comparar una vecindad de radio 1 contra una vecindad de radio 2 se observa en la segunda una mayor velocidad en alcanzar el estado de equilibrio estable. Es decir, los tiempos medios en alcanzar el estado de equilibrio en las situaciones tipo (iii) son menores que en las de tipo (ii).

Se analizó también el efecto de considerar distribuciones espaciales iniciales aleatorias y estructuradas en bloque, encontrándose una diferencia notoria en los tiempos medios para alcanzar el equilibrio tanto en los casos tipo (ii) como (iii). Cuando la distribución espacial inicial es aleatoria se puede observar que, donde hay varios pequeños grupos de parches ocupados vecinos, éstos comienzan a aumentar su tamaño invadiendo al paisaje desde cada uno de los frentes a la vez (Fig. 2). Se observa la extinción local en algunas de las islas mientras que otras crecen y se unen formando frentes cada vez mayores hasta ocupar el paisaje a su nivel de equilibrio. Esto se corresponde perfectamente con lo que los ecólogos observan en la naturaleza cuando una especie antes de ocupar todo un territorio se hace fuerte en un sector del mismo asegurando persistencia primero y luego colonizando desde allí.

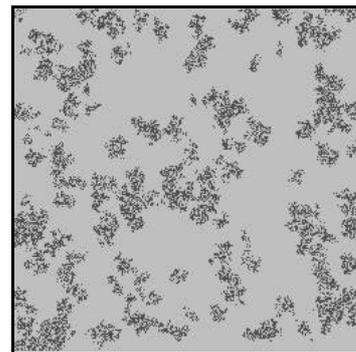


Figura 2 – Estado del Sistema partiendo de una distribución espacial inicial aleatoria.

En cambio, dada una distribución estructurada en bloque, en el primer paso de tiempo la proporción de parches ocupados disminuye abruptamente según el valor de la probabilidad de que ocurra una perturbación en la persistencia y la colonización de nuevas celdas se da sólo en las celdas limítrofes al bloque ocupado. Consideremos como ejemplo un AC con una población inicial en un bloque compacto de 10 x 10 celdas ubicado en una esquina del AC con una probabilidad de perturbación de 0.5 y vecinos tipo (ii). En el primer paso de tiempo la proporción de ocupación disminuirá un 50% debido a que esas 100 celdas ocupadas sólo pueden sufrir una perturbación. La colonización sólo producirá sobre celdas vacías que tengan por lo menos un vecino ocupado que, en este caso, son las 30 celdas que limitan al bloque a una distancia menor o igual que 2, y pueden ser perturbadas. Luego el proceso continúa con celdas que se vacían y ocupan dentro del bloque mientras que se va extendiendo en el paisaje invadiendo sólo desde sus bordes (Fig. 3). Esto lleva a un tiempo medio para alcanzar el estado de equilibrio mucho mayor en la dis-

tribución espacial de la población inicial en bloque en una esquina que en una configuración con una distribución inicial aleatoria. Sin embargo, aún cuando la dinámica espacial varía, el porcentaje de ocupación al equilibrio se mantiene constante.

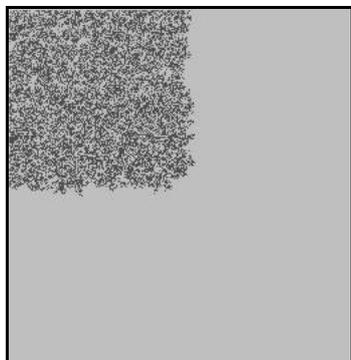


Figura 3 – Estado del Sistema partiendo de una distribución espacial inicial en bloque.

Una interesante aplicación de esta herramienta es el diseño de estrategias de reintroducción de especies extinguidas en sus hábitats naturales. Gracias al tratamiento espacial que permite el AC se pueden plantear diferentes escenarios de reintroducción de una especie en un hábitat elegido para tal fin. En el ejemplo de la figura 4, se consideran dos situaciones que varían sólo en la configuración espacial inicial. La especie a ser reintroducida se ubica artificialmente en diferentes posiciones. En una de las situaciones plantea la ubicación de las poblaciones en el ángulo superior izquierdo del paisaje (configuración Rincón, representada por la línea fina llena), mientras que en la otra se ubican las poblaciones en el centro formando una estrella de ocho puntas (configuración Estrella, representada por la línea gruesa entrecortada). Se realizaron 50 corridas de cada una de las configuraciones y se graficó la evolución promedio de la proporción en función del tiempo para cada una de ellas.

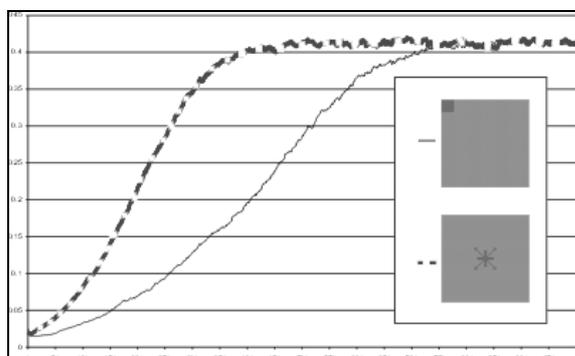


Figura 4 - Ejemplo de dinámica partiendo de configuraciones iniciales diferentes, donde se puede apreciar la diferencia temporal en lograr el estado de equilibrio

Claramente puede apreciarse que la configuración Estrella logra el estado de equilibrio mucho antes que la configuración Rincón.

De esta forma se puede realizar un estudio que considere el tiempo que demora la población introducida en expandirse y alcanzar el estado de equilibrio partiendo de diferentes situaciones iniciales. Además se podría evaluar el costo económico que cada una de las configuraciones espaciales requiere si se conoce el hábitat y cuán difícil resulta moverse dentro de él.

Con un AC que responda a las características intrínsecas de la especie, por ejemplo su capacidad de dispersión, colonización y persistencia, se pueden establecer umbrales mínimos de ocupación y ubicación de los puntos de implantación que garanticen por un lado la supervivencia y por otro que optimicen el tiempo en llegar a la ocupación máxima del territorio. Si en el ejemplo de la figura 4, la ocupación inicial de la especie fuera distribuida aleatoriamente se necesitaría una ocupación inicial mínima del 5% para asegurar que la especie llegara a ocupar el paisaje, mientras que si se utilizara una (cualquiera) de las dos configuraciones planteadas la ocupación mínima se reduce a un 2% del paisaje, con una reducción del costo de reintroducción. Un valor de ocupación inicial inferior, que sería más económico, no asegura éxito en la ocupación de todo el paisaje. Por ejemplo, una ocupación inicial del 1.5% involucra un 40% de riesgo de fracaso en la reintroducción. Un valor de ocupación inicial superior, que sería más costoso, no sólo asegura el éxito en lograr la ocupación del paisaje sino que también reduce el intervalo de tiempo requerido para lograrlo, un factor importante si la especie en consideración produce un beneficio económico al lograr la ocupación del paisaje.

IV. CONCLUSIONES

En este trabajo se plantea una metodología basada en AC que complementa y amplía la información que puede obtenerse a partir de los modelos espaciales promedio, en este caso un MM. Los AC han demostrado ser herramientas computacionales versátiles de útil aplicación en Ecología como había previsto Wolfram (1986). Aquí sólo se analiza la compatibilidad entre el enfoque analítico y el de los AC que garantiza la complementariedad y la utilización de uno u otro en función de la información que se desea obtener.

Aunque este trabajo no representa una innovación en el ámbito estricto de los AC, la utilización de el enfoque de AC en Ecología se está haciendo cada vez más frecuente dados los beneficios provenientes de disponer de una herramienta que incorpora explícitamente el espacio a la hora de estudiar la dinámica poblacional de una especie.

La utilización y el análisis del modelo ampliado en sus distintas variaciones no han sido aún totalmente explorados, quedando claro que la amplitud de posibilidades excede el marco de esta presentación. Aún así, lo aquí presentado basta para mostrar la clara correspon-

dencia entre el modelo analítico determinístico y el autómatas estocástico cuando se interpretan adecuadamente las hipótesis de la situación elegida.

La expectativa respecto de los modelos espacialmente explícitos se centra en su habilidad para modelar con precisión poblaciones sujetas a procesos complejos, en la capacidad de generar una comprensión conceptual clara de las interacciones y en su contribución a un incremento de los conocimientos en Ecología del paisaje que redunden en mejores estrategias de conservación y de resolución de problemas de manejo territorial y de recursos (Dunning *et al.*, 1995; Kareiva & Wennergren, 1995; Turner *et al.*, 1995; Balzter *et al.*, 1998).

En el caso particular del proyecto que nos ocupa, el enfoque de AC se orienta al desarrollo de metodologías que permitan incorporar dentro del AC la heterogeneidad espacial y un índice de calidad de hábitat incorporando información proveniente de sensores remotos. Esto permitirá explorar con un mayor grado de realismo y certidumbre las problemáticas mencionadas.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado dentro del Proyecto INCO DC "The sustainable management of wetland resources in Mercosur" financiado por la Comisión Europea (ERBIC 18CT980262). Diego Ruiz Moreno es becario Junior de este proyecto. Paula Federico es becaria de la CIC de la Pcia. de Buenos Aires.

REFERENCIAS

- Alonso, D.; R.V. Solé, "The DivGame Simulator: a stochastic cellular automata model of rainforest dynamics," *Ecological Modelling* **133**, 131-141 (2000)
- Balzter, H.; P.W. Braun y W. Köhler, "Cellular automata models for vegetation dynamics," *Ecological Modelling* **107**, 113-125 (1998).
- Barradas, I. y G.A. Canziani, "A study on persistence under density dependent disturbances," *Anales de la VII RPIC*, 2, 797-802 (1997).
- Barradas, I.; H. Caswell y J.E. Cohen, "Competition during colonization vs competition after colonization in disturbed environments: a metapopulation approach" *Bull. Math. Biol.* **58** (6), 1187-1207 (1996).
- Barradas, I. y J.E. Cohen, "Disturbances allow coexistence of competing species," *Bull. Math. Biol.* **32**, 663-676 (1994).
- Caswell, H. y J.E. Cohen, "Disturbance and diversity in metapopulations," *Biol. J. Linn. Soc.* **42**, 193-218 (1991).
- Caswell, H. y R. Etter, "Cellular automaton models for competition in patchy environments: facilitation, inhibition, and tolerance," *Bull. Math. Biol.* **61**, 625-649 (1999).
- Dunnig, J.B.; D.J. Stewart; B.J. Danielson; B.R. Noon; T.L. Root; R.H. Lamberson; E.E. Stevens, "Spatially population models: current forms and future uses," *Ecol. Appl.* **5**, 3-11.
- Durrett, R. y S.A. Levin, "Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications," *Phil. Trans. R. Soc. Lond*, B **343**, 329-350 (1994).
- Federico, P. y G.A. Canziani, "Population dynamics through metapopulation models: When do cyclic patterns appear?," Seleta do XXII Congresso Nacional de Matematica Aplicada e Computacional, (J.M Balthazar, S.M. Gomes & A. Sri Ranga, eds.), *Tendencias em Matematica Aplicada e Computacional*, **1**, No.2, 85-99 (2000).
- Hanski, I., *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press, New York (1999).
- Hill, M.F. y H. Caswell, "Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes," *Ecology Letters*, **2**, 121-127 (1999)
- Kareiva, P.; U. Wennergren, "Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes," *Nature* **373**, 299-302.
- Liu, Y.; R. Durrett; M.G. Milgroom, "A spatially-structured stochastic model to simulate heterogeneous transmission of viruses in fungal populations," *Ecological Modelling* **127**, 291-308 (2000).
- Neubert, M.G. & H. Caswell, "Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations," *Ecology*, **81** (6), 1613-1628 (2000).
- Phipps, M.J., "From Local to Global: The Lesson of Cellular Automata". In: *Individual-based Models and Approaches in Ecology*, D. L. DeAngelis & L. J. Gross (Eds.), Chapman & Hall, New York (1992).
- Ruxton, G.D. y L.A. Saravia, "The need for biological realism in the updating of cellular automata models," *Ecological Modelling* **107**, 105-112 (1998).
- Tilman, D, y P. Kareiva, *Spatial Ecology*, Princeton University Press, New Jersey (1997).
- Turner, M.G.; G.J. Arthaud; R.T. Engstrom; S.J. Helj; J. Liu; S. Loeb; K. McKelvey, "Usefulness of spatially explicit population models in land management," *Ecol. Appl.* **5**, 12-16 (1995).
- Wolfram, S., *Theory and Application of Cellular Automata*, World Scientific, Singapore (1986).