

Técnicas de análisis espacial de patrones de superficies y detección de fronteras aplicadas en ecología forestal

J. J. Camarero^{1*} y V. Rozas²

¹ Unidad de Recursos Forestales, CITA. Gobierno de Aragón. Apdo. 727. 50080 Zaragoza.

² Departamento de Ecología. CIFA de Lourizán. Xunta de Galicia. Apdo. 127. 36080. Pontevedra

Resumen

En este trabajo se revisan los métodos de análisis univariable y multivariable de los patrones de superficies y de detección de fronteras más utilizados en ecología forestal. El patrón de superficies es un patrón espacial continuo definido por las posiciones de los puntos (árboles) en el espacio y una o varias variables asociadas a cada punto. Se ilustran métodos útiles para describir patrones espaciales e inferir los procesos que los generaron. Se muestra el fundamento estadístico y ejemplos aplicados de métodos de análisis univariados para variables binarias (conteo contiguo) y cuantitativas (correlogramas de Moran y Geary, semivariogramas, dimensión fractal). Se detalla el cálculo e interpretación de métodos multivariados para la descripción de patrones de superficies (correlograma y test de Mantel) y su relación con los métodos de ordenación. Finalmente, se muestran ejemplos de métodos para la detección de fronteras. La mayor parte de los patrones reales analizados provienen de bosques de *Pinus uncinata* del límite altitudinal superior en los Pirineos o bien de una población relictica. Se discuten las ventajas y desventajas de cada metodología y sus aplicaciones en ecología forestal.

Palabras clave: autocorrelación espacial, correlograma, semivariograma, ordenación, fronteras

Abstract

Spatial surface-pattern analyses and boundary detection techniques applied in forest ecology

We review methods for uni- and multivariate surface pattern analysis and boundary detection used in forest ecology. A continuous surface pattern is defined as the locations of points (trees) in the space and the associated variable or variables. We illustrate useful methods to describe spatial patterns and infer the generating processes. We show the statistical basis and applied examples of univariate methods for binary (join counts) and quantitative variables (Moran and Geary correlograms, semivariograms, fractal dimension). We explain the calculus and interpretation of multivariate methods to describe surface patterns (Mantel test and correlogram) and their relationships with ordination methods. Finally, we show examples of techniques for boundary detection. Most analysed patterns corresponded to *Pinus uncinata* forests from the upper altitudinal limit in the Pyrenees or from a relict population. We discuss the advantages and disadvantages of each methodology and their applications in forest ecology.

Key words: spatial autocorrelation, correlogram, semivariogram, ordination, boundaries.

Introducción

La ecología prestó más atención a la dimensión temporal que a la espacial, quizás porque la primera es unidimensional y más fácil de analizar (Margalef, 1997). Sin embargo, muchos cambios de paradigma dentro de

la ecología han llegado desde aproximaciones espacialmente explícitas: la teoría biogeográfica de islas, la ecología de metapoblaciones, etc. La mayoría de los estudios espaciales han sido descriptivos y este trabajo se centra en el tratamiento metodológico de estas técnicas. El desarrollo de potentes computadoras y la aplicación de nuevos enfoques han permitido la creación de modelos espacialmente explícitos desde el organismo hasta la biosfera. Esto se ha visto facilitado por la aparición de los sistemas de información geográfica, la teledetec-

* Autor para la correspondencia: jjcamarero@aragon.es
Recibido: 15-10-04; Aceptado: 28-10-05.

ción, la geoestadística y la ecología del paisaje (Turner y Gardner, 1994). Sorprende incluso que estos avances hayan sido muchas veces paralelos y sin aparente relación, lo que explica la tardía incorporación de ciertos métodos numéricos de estadística espacial a los sistemas de información geográfica. Afortunadamente, ya existen sistemas de información geográfica que han incorporado utilidades potentes de análisis espacial (Goodchild y Getis, 2000). Y pese a ello a menudo el tipo de análisis que requiere el ecólogo no está incluido ni en paquetes estadísticos ni en sistemas de información geográfica, lo que obliga a usar programas específicos que muchas veces son de libre acceso (Tabla 1).

Los ecólogos forestales están a la vez descubriendo y usando de forma intensa multitud de análisis estadísticos espaciales desarrollados inicialmente en otras disciplinas como la geografía, la ingeniería, la geología,

las matemáticas o la física (Journel y Huijbregts, 1978; Cliff y Ord, 1981; Upton y Fingleton, 1985; Isaaks y Srivastava, 1989; Rossi *et al.*, 1992). Por ello, la ecología actual dispone de muchas herramientas para el análisis espacial, pero o bien son poco accesibles dado su origen tan dispar o bien sus fundamentos estadísticos son difícilmente asimilables. Así, el investigador se encuentra a menudo con un hueco insalvable entre el problema a resolver y la herramienta para su estudio, que a menudo constituye un nuevo problema o, lo que es peor, se transforma en el objeto principal de estudio.

El objetivo último del análisis espacial es la descripción de un patrón para inferir los procesos ecológicos (dispersión, establecimiento, crecimiento, mortalidad, competencia, facilitación, depredación, invasión) que pudieron dar lugar a dicho patrón (Watt, 1947; Brodie *et al.*, 1995; Nathan y Muller-Landau, 2000). No obs-

Tabla 1. Métodos de análisis espacial según los datos disponibles y el diseño de muestreo. Se indica si se trata de datos en una (1D, transecto) o dos dimensiones espaciales (2D, superficie). Se enumeran los programas informáticos para su desarrollo, la plataforma en la que funcionan (DOS: MS-DOS; Win: Windows; MacOS: MacIntosh) y si son gratuitos o no lo son (en cursiva). Modificado a partir de Legendre y Fortin (1989) y Fortin *et al.* (2002). Además de los programas mencionados existen herramientas de análisis espacial en la plataforma R de desarrollo de software libre (<http://www.r-project.org/>)

Tipo de dato	Análisis	Software (plataforma)
Coordenadas	Índices de agregación, vecino más próximo, K de Ripley, «join count»	Programas de R. Duncan y M. Moer (DOS); ADE-4 ¹ (Win), Rookcase ² (Win)
Subunidades espaciadas regularmente (1D, 2D) Caso univariable	I de Moran, c de Geary, LISA, semivarianza γ , SADIE, «kriging», interpolación, fronteras, «Block variance quadrat», «wavelet», dimensión fractal	R (MacOs); Programas de R. Duncan (DOS); Variowin (Win); SAAP (DOS); C2D (DOS); SADIE (Win); PASSAGE (Win); GEOEAS ³ (DOS); Spacestat (Win); R (MacOs); <i>GSLIB</i> (DOS); <i>Surfer</i> (Win); <i>BoundarySeer</i> (Win); <i>GS+4</i> (Win); <i>ArcGis</i> (Win)
Subunidades espaciadas irregularmente (1D, 2D) Caso univariable	I de Moran, c de Geary, semivarianza γ , SADIE, test de Mantel, «kriging», interpolación, fronteras, dimensión fractal	Programas de R. Duncan (DOS); Variowin (Win); SADIE (Win); PASSAGE (Win); GEOEAS (DOS); R (MacOs); <i>BoundarySeer</i> (Win); <i>Surfer</i> (Win); <i>GS+</i> (Win), <i>ArcGis</i> (Win); programas de estima de la dimensión fractal
Subunidades espaciadas regular o irregularmente (1D, 2D) Caso multivariable	test y correlograma de Mantel, ordenaciones considerando el espacio, agrupamiento con restricción espacial	R (MacOs); ADE-4 (Win); <i>CANOCO</i> (Win); <i>PC-ORD</i> (Win); paquetes estadísticos clásicos

¹ ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

² Rookcase (Sawada, 1999).

³ Geostatistical Environmental Exposure Assessment Software (Geo-EAS). 1990. E.P.A., USA.

⁴ Geostatistics for the environmental sciences. 1992. Gamma Design Software, Plainwell USA.

tante, un patrón determinado puede ser consecuencia de distintos procesos ecológicos, así como un mismo proceso ecológico puede dar lugar a distintos patrones si la matriz ambiental los modifica. Por ejemplo, una población compuesta por individuos espacialmente agregados puede haber sido producto de una dispersión inicialmente agregada o de una dispersión regular con una intensa competencia posterior.

El estudio de variables espacialmente explícitas en ecología ha pasado de ser un problema metodológico a convertirse en un paradigma ya asimilado (Tilman y Kareiva, 1997). El patrón espacial de una población de organismos sésiles como un bosque o un rodal viene definido por la localización de los individuos que la componen, la que determina en parte cómo interactúan en función de su tamaño, forma, edad, estatus competitivo, acervo genético, etc. El primer proceso que

afecta al patrón espacial es la dispersión de propágulos. Distancias de dispersión cortas pueden implicar un patrón espacial agregado de plántulas. Sin embargo, el medio abiótico y biótico (competencia, facilitación) en el que el árbol se desarrolla también tiene una estructura espacial y muestra heterogeneidad ambiental, ya que hay manchas de hábitat adecuado para la germinación o para el establecimiento o para el crecimiento (Grubb, 1977; Schupp y Fuentes, 1995). De este modo el medio «filtra» el patrón espacial inicial y produce patrones espaciales cambiantes a lo largo del tiempo para los diferentes estadios vitales (Figura 1), desde semilla hasta adulto (Houle, 1995). Por otro lado, la disponibilidad de hábitat adecuado puede no sólo afectar sino estar afectada por el patrón espacial de la población que modifica a su vez el entorno. La proximidad a adultos puede aumentar la competencia, pero también puede

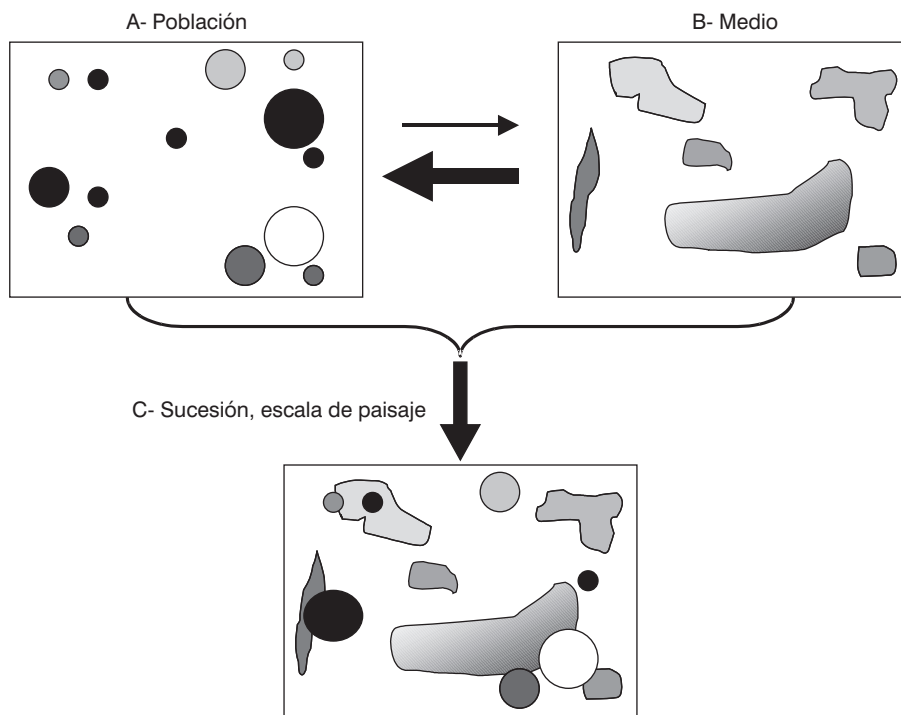


Figura 1. Una población (A) de organismos sésiles (p.ej. árboles) interacciona con su medio (B) (manchas con distintas condiciones ambientales de luz, temperatura, humedad, etc.). El medio «filtra» el patrón espacial inicial (flecha hacia la izquierda en A) y produce patrones espaciales que difieren del inicial y que cambian a lo largo del tiempo según los individuos crecen y mueren o las especies interactúan, aparecen y desaparecen (C, sucesión). La población también modifica su medio ya que los individuos generan heterogeneidad ambiental en el espacio (flecha hacia la derecha en A). Al aumentar la escala temporal también lo puede hacer la espacial y en el nivel C aparece la escala de paisaje.

favorecer el establecimiento si el adulto produce condiciones microambientales adecuadas en medios bajo intenso estrés abiótico.

Los objetivos de este trabajo son: (i) describir de forma clara los métodos más usados en ecología forestal para el análisis espacial de patrones de superficies, y (ii) aplicar dichos métodos al análisis de casos prácticos para mostrar cómo la descripción del patrón espacial puede servir para inferir procesos ecológicos subyacentes. Esta revisión sigue un orden análogo a los objetivos expuestos y además se citan los programas informáticos más adecuados para cada tipo de análisis.

Análisis del patrón de superficies

Precauciones metodológicas

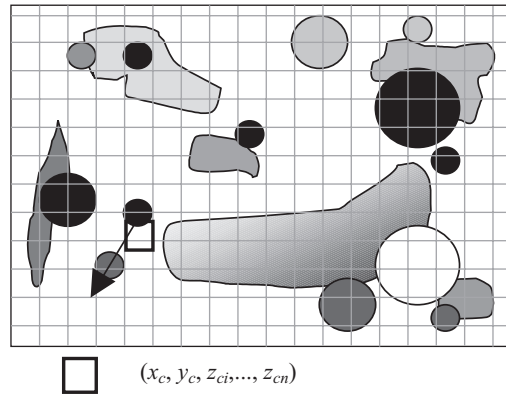
El muestreo en el caso del análisis del patrón de superficies es similar al usado para el patrón de puntos. En este caso trabajamos en un área delimitada en la que vamos a caracterizar los individuos situados en su interior. Debe tenerse siempre en cuenta la posición, forma y tamaño de la parcela de estudio. El efecto de borde sigue siendo crítico por lo que conviene delimitar parcelas con zonas tampón en su entorno que eviten modificaciones del patrón espacial del borde del área de estudio. A la hora de colocar la parcela debe atenderse a los requisitos de estacionariedad u homogeneidad e isotropía. La estacionariedad en series temporales o espaciales es tan sólo una cuestión de escala, ya que un patrón puede ser estacionario en una escala pequeña pero no serlo en una escala mayor (Dutilleul, 1998). La forma de la parcela puede ser variada, desde circular hasta rectangular y cuadrada, pero teniendo presente la limitación de cada diseño. Por ejemplo, si queremos recoger la variabilidad a través de un ecotono buscaremos formas rectangulares situando la parcela con su eje mayor perpendicular a la zona de transición. El muestreo dentro de la parcela puede ser aleatorio, estratificado o sistemático. Para el análisis de patrón de superficies, a veces es aconsejable un muestreo sistemático considerando los organismos sésiles como puntos de muestreo. Para las variables ambientales, sería aconsejable dividir la parcelas en subparcelas. El tamaño de la parcela y de las subparcelas deben venir definidos por el tamaño del objeto de estudio y por nuestros objetivos. Aparece aquí la cuestión clave en estudios espaciales, la escala. En ecología forestal, es habitual encontrar parcelas cua-

dradas con lados entre 30 y 60 m o más en función de la especie o bosque estudiados. Dichas parcelas pueden subdividirse en cuadrados de lado 0,25-5 m, y aquí cabe la misma indicación, decidir el tamaño de las subparcelas en función del objeto y de las posibilidades de estudio (p. ej. ¡una parcela de 30 × 30 m subdividida en cuadrados de 1 m² son 900 unidades de muestreo!). Un estudio sobre el nicho de regeneración de un pino o una quercina podría usar subparcelas de 0,1-0,2 m de lado.

Se habla de análisis de patrón de superficies cuando estudiamos la distribución espacial de una variable z para una serie de puntos fijos cuyas coordenadas Cartesianas $x - y$ conocemos. Para la descripción de esta variable z , hemos de asumir que su distribución es continua en el espacio cuando en realidad no lo es, ya que reside en la posición discreta de una serie de puntos, que en nuestro contexto son habitualmente árboles o puntos de muestreo en el caso de las variables ambientales (radiación, disponibilidad de agua, nutrientes, velocidad del viento, presencia de un sustrato, etc.). De un modo gráfico, la distribución de nuestra variable se asemeja a una lona sustentada por mástiles de posición conocida. Lo que en el fondo asumimos es que nuestra variable biótica (p.ej. la altura del árbol) está determinada por otras variables abióticas cuya distribución puede considerarse continua (p.ej. la radiación).

Cada punto de coordenadas $x-y$ puede tener asociada más de una variable abiótica o biótica referida al punto u organismo de estudio ($z_1, z_2, \dots, z_{n-1}, z_n$). Por lo tanto, podemos dividir los métodos de análisis del patrón de superficies en univariados y multivariados. Un ejemplo lo constituiría un bosque monoespecífico en el cual, para cada individuo i de posición $x - y$, medimos o estimamos una serie de variables (z_1, \dots, z_n) como su altura, diámetro, edad, genotipo, producción de frutos, sexo, grado de defoliación, etc. Supongamos que estudiamos el patrón espacial de este bosque en una parcela cuadrada de 50 m (eje x) × 50 m (eje y). Imaginemos que subdividimos nuestra parcela de estudio en cuadrados de 5 × 5 m, cuyas dimensiones determinamos en función del tamaño del objeto de estudio (árboles de 2-5 m de altura). La distribución inicialmente discreta puede hacerse continua (la lona) tanto para una (z) como para diversas variables ($z_1, z_2, \dots, z_{n-1}, z_n$) mediante varios métodos (Figura 2). Una primera forma sencilla sería el recuento de tipos de individuos por cuadrado (plántulas, dominantes, muertos, etc.), obteniendo así densidades que podríamos referir respecto a las coordenadas del centro de cada cuadrado (p.ej. el primer cuadrado

A



B

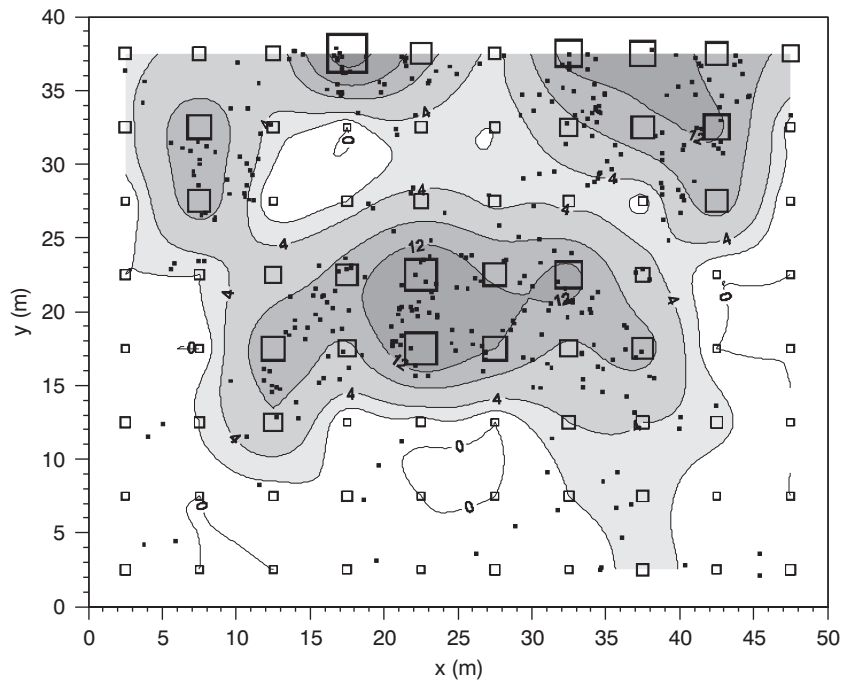


Figura 2. A. Un método eficaz de analizar al mismo tiempo la distribución espacial de una o varias poblaciones de organismos (círculos de distintos colores) sésiles (p.ej. árboles) y su medio (polígonos de distintas tramas) consistiría en subdividir la parcela en cuadrados mediante una malla. Posteriormente, convertiríamos las variables originales en variables representadas para cada cuadrado (z_{ci}, \dots, z_{cn}), referenciándolas respecto de las coordenadas espaciales (x_c, y_c) del cuadrado, obteniendo así una distribución espacial continua a partir de datos discretos. Dichos datos pueden ser sometidos a análisis de patrón de superficies para una (correlogramas de Moran o Geary, semi-variogramas) o varias variables (test y correlograma de Mantel, ordenación espacialmente explícita). B. Tres formas distintas de representar un patrón espacial en el caso de las plántulas de *Pinus uncinata* de la parcela de Vinuesa. Los puntos pequeños corresponden a la situación espacial (x, y) de las plántulas individuales (análisis de patrón de puntos). Los cuadrados indican la densidad (variable z) de plántulas para cuadrados de 5×5 m en los que el tamaño del cuadrado es proporcional a la densidad (x, y, z). El mapa de contornos indica los valores interpolados de densidad basados en los datos en cuadrados de 5×5 m mediante una escala de grises cuya intensidad es proporcional a la densidad.

tendría coordenadas $(x, y) = (2,5, 2,5)$). También podríamos promediar los valores de cada variable para cada unidad de muestreo. Otro método consistiría en la interpolación de una superficie teórica basada en una función polinómica o en otros métodos de interpolación.

Autocorrelación espacial

La autocorrelación espacial es una medida del grado de similitud para una variable cuantitativa o categórica z entre puntos vecinos en el espacio (p. ej. i, j). La autocorrelación espacial de una o varias variables distribuidas en el espacio puede describirse mediante funciones de estructura, como son los correlogramas y los semi-variogramas (Legendre y Fortin, 1989; Fortin, 1999; Legendre y Legendre, 1998). Si la autocorrelación es positiva indica que los puntos vecinos muestran valores similares de la variable z y si la autocorrelación es negativa indica que los puntos vecinos muestran valores muy diferentes. La presencia de autocorrelación invalida la asunción de independencia en la que se apoyan muchos de los tests estadísticos clásicos (Legendre, 1993). Esta observación ha permitido realizar tests de correlación corregidos teniendo en cuenta la autocorrelación espacial (Dutilleul, 1993). Así, Clifford *et al.* (1989) estimaron un tamaño de muestra efectivo M que difiere del tamaño de muestra inicial N en función del grado de autocorrelación de las variables. Esta aproximación sencilla no se ha empleado mucho con índices no paramétricos de correlación como el de Spearman y conlleva cierta pérdida de información detallada a distintas escalas espaciales.

Griffith (1987, 1992) ha revisado las distintas definiciones dadas a la autocorrelación espacial: 1) autocorrelación atribuible a la posición geográfica de los datos; 2) descriptor del tipo de patrón cartografiado; 3) índice del contenido de información de datos georeferenciados no detectable mediante estadística clásica; 4) herramienta diagnóstica para detectar modelos espaciales erróneos; 5) estima de variables geográficas no medidas; 6) problema generado al aplicar estadística clásica a datos espaciales; 7) indicador de la validez de la división en subunidades de un área; 8) mecanismo de procesos espaciales; y 9) efecto espacial no deseado. Según Fortin *et al.* (2002) existirían cuatro tipos de autocorrelación espacial: espúrea, interpolada, verdadera e inducida. Son los dos últimos tipos los que pueden darnos pistas de los procesos que generaron el patrón

espacial. La autocorrelación espúrea se debe a procesos subyacentes que afectan a la distribución espacial de los datos y puede aparecer incluso cuando las observaciones son independientes. La autocorrelación interpolada surge al interpolar o extrapolar superficies. La autocorrelación verdadera deriva de la interacción causal entre puntos vecinos. La autocorrelación inducida aparece en una variable dependiente debido a la acción de otra variable independiente que covaría con el espacio. Las autocorrelaciones espaciales verdadera e inducida pueden ser identificadas y descritas para inferir cómo procesos espacio-temporales pasados las generaron. En nuestro contexto, entenderemos como autocorrelación aquella relación entre los valores de una variable que se puede atribuir a la forma en la que los puntos de muestreo de esta variable están dispuestos en el espacio.

Análisis univariable de variables binarias

La intensidad y la escala del patrón espacial se estudian mediante coeficientes de autocorrelación espacial que describiremos según sea el tipo de variable. Aunque asumimos que el patrón de superficies es continuo y puede describirse mediante funciones de estructura, los datos que se analizan en este apartado pueden ser tomados en posiciones espaciales discretas. Las variables nominales más usadas en ecología son las binarias (0 = ausencia, 1 = presencia), para las cuales se han desarrollado, sobre todo desde la geografía (Sokal y Oden, 1978a; Cliff y Ord, 1981; Griffith, 1987), estadísticos como el de «conteo de uniones o conexiones» («join count») que permiten estimar la autocorrelación espacial en el caso de unidades de muestreo adyacentes. En este caso binario, la hipótesis nula considera que la probabilidad de que regiones vecinas sean del mismo tipo, por ejemplo 1-1 o 0-0, es mayor y por tanto se aleja de la aleatoriedad espacial completa («complete spatial randomness», CSR). Suponiendo que trabajamos con dos clases de puntos (A, B), este método determina los pares de puntos que están conectados contando el número de pares del tipo BB y contrastando si este número es mayor o menor de lo esperado por azar, teniendo en cuenta el número total de A's y B's y el número de pares de puntos por clase de distancia. Una aproximación similar se usa para los pares AA y AB. Este cálculo puede extenderse a más de dos clases. Las conexiones se definen por una matriz $N \times N$ de pesos (W), en la que N es el número de puntos. En realidad, W es una

matriz de conexiones (w_{ij}) en la que los pesos describen si los puntos i y j están conectados ($w_{ij} = 1$) o no ($w_{ij} = 0$). Normalmente se usan distintas matrices tipo W , según la clase de distancia, consistentes en puntos separados por distancias sucesivamente mayores y se calcula el estadístico para cada matriz. Por ejemplo, en el caso de puntos del mismo tipo (r) se define J_{ij} como:

$$J_{ij} = \frac{1}{2} \cdot \sum_{ij} w_{ij} f(r_i, r_j) \quad (1)$$

donde el sumatorio corresponde al doble para todos los puntos i y j , siempre y cuando $i \neq j$, y $f(r_i, r_j) = 1$ si los puntos i y j son del tipo r y $f(r_i, r_j) = 0$ si alguno de los puntos i y j no son del tipo r . En definitiva, los índices que consideran el número de encuentros contiguos del mismo tipo (AA o BB) cuantifican el grado de autocorrelación espacial positiva, mientras que el índice basado en el número de regiones adyacentes que no contienen la misma categoría (AB) describe el grado de autocorrelación negativa. Normalmente, los resultados se expresan para cada pareja de conexiones (AA, AB, BB) como una desviación normal estandarizada («standard normal deviate», SND) restando a los valores observados los valores esperados de pares y dividiendo por la desviación estándar. De este modo la significación al nivel $\alpha = 0,05$ de SND viene dada por el umbral $\pm 1,96$. Las varianzas y valores esperados de estos estadísticos pueden calcularse bajo dos suposiciones de muestreo, con o sin reemplazamiento, que tienen implicaciones distintas a la hora de contrastar su significación (Cliff y Ord, 1981). Dado que un patrón de puntos (coordenadas x, y) puede transformarse en datos en malla señalando la presencia (1) o ausencia (0) de cada individuo, análisis como la K de Ripley y el «join counts» mostrarán resultados similares.

Hemos analizado los datos de depredación de bellotas por roedores en una zona experimental para ilustrar un caso de variable binaria (depredación). Se usó el software PASSAGE que calcula la varianza suponiendo un muestreo sin reemplazamiento (Rosenberg, 2002). Se dispusieron dos bandejas de 80×40 cm, una por procedencia (Extremadura, León), en un umbráculo al cual accedían roedores. Cada bandeja se componía de alvéolos de 5×5 cm de superficie espacialmente referenciados y en cada uno se enterró una bellota. Pasada una semana se contaron las bellotas depredadas. Se asignó a cada alvéolo una categoría binaria «depredación» (1 = bellota depredada; 0 = bellota no depreda-

da). De las 80 bellotas por bandeja, desaparecieron 43 de la bandeja «Extremadura» (54%) y 61 de la bandeja «León» (76%). Dentro de cada procedencia, no se encontró relación entre el peso de la bellota y el nivel de depredación. Sí hubo diferencia de peso medio de bellota entre ambas procedencias, siendo mayor el de las extremeñas. Los datos de depredación se analizaron mediante un análisis de conteo de uniones para determinar si el roedor depredó bellotas siguiendo patrones espaciales distintos según la procedencia. Los resultados indican que el roedor depredó las bellotas extremeñas de forma espacialmente más agregada, seleccionando dos manchas de unos 15-20 cm de tamaño. Era esperable un patrón de este tipo ya que las bellotas extremeñas son de mayor tamaño y más dulces, lo que las hace más apetecibles y pudo provocar que el depredador se desplazara menos. Por el contrario, las bellotas leonesas fueron consumidas de forma más aleatoria por la bandeja (Figura 3).

Análisis univariable de variables cuantitativas

El cálculo de los coeficientes de autocorrelación espacial para variables cuantitativas debe hacerse bajo los supuestos de normalidad y estacionariedad. En el caso de variables cuantitativas, la medida de autocorrelación espacial más usada es la I de Moran (1950):

$$I = \frac{N \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} (x_i - \bar{x}) (x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2} \quad (2)$$

donde x_i e x_j son los valores que toma la variable x en los puntos i y j , N es el número de datos, y w_{ij} es el peso de la clase de distancia d , que puede valer $w_{ij} = 1$ si el punto j está dentro de la clase de distancia d medida a partir del punto i , o $w_{ij} = 0$ si no se cumple dicha condición (Sokal y Oden, 1978a):

$$w_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } d_{ij} \leq d \\ 0 & \text{si } d_{ij} > d \end{cases} \quad (3)$$

En realidad, los pesos w_{ij} deciden la proximidad o el «vecindario» de cada punto analizado. Por analogía con

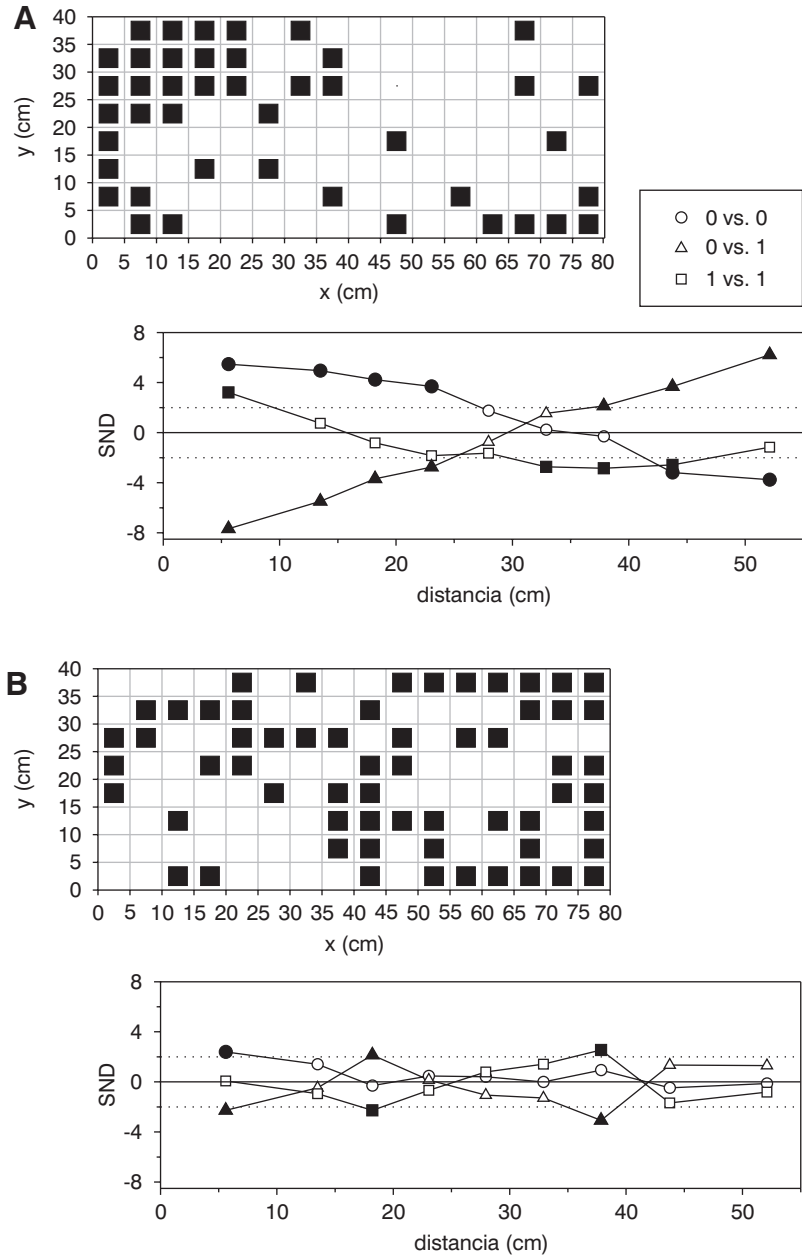


Figura 3. Análisis del conteo de uniones («join count») en un estudio de depredación de bellotas por roedores. Se muestran los resultados para bellotas de dos procedencias: *A*. Extremadura ($n = 43$ bellotas comidas); *B*. León ($n = 61$). Las bellotas se sembraron en bandejas de 80 cm \times 40 cm compuestas por alvéolos de 5 cm de lado en los que se muestra si el roedor comió (cuadrado negro) o no comió (cuadrado vacío) la bellota. Bajo cada gráfico de depredación se muestra el resultado del conteo de uniones como valores de SND («standard normal deviate») en función de la distancia y para las parejas (símbolos) de conexiones o uniones 0-0 (bellota no depredada-bellota no depredada-), 0-1 (bellota no depredada-bellota depredada) y 1-1 (bellota depredada-bellota depredada). Esta representación equivale a un correlograma de variables binarias. Los símbolos negros son significativos ($p \leq 0,05$) ya que superan el umbral de $\pm 1,96$ (líneas punteadas).

el ajedrez, suelen usarse tres tipos de vecindad según la posición de los puntos próximos: torre (cuatro vecinos en posiciones N, E, S y W), alfil (cuatro vecinos en posiciones diagonales, es decir NE, SE, SW y NW) y reina (ocho vecinos, posiciones N, NE, E, SE, S, SW, W y NW). La definición del tipo de proximidad puede ser determinante para los resultados obtenidos (Cliff y Ord, 1981). Además, se debe tener en cuenta que las distancias Euclídeas entre pares de localidades pueden no ser el mejor modo de expresar relaciones geográficas cuando se analizan datos ecológicos ya que existen alternativas sencillas (p.ej. $1/\text{distancia}$) más apropiadas (Mantel, 1967; Mantel y Valand, 1970).

En el cociente de la fórmula de I el numerador es un término que muestra la covarianza mientras que el denominador indica la varianza. Esto hace que I se comporte como un coeficiente de correlación de Pearson y suela variar entre $+1$ y -1 , aunque puede superar ambos límites (Cliff y Ord, 1981; Upton y Fingleton, 1985). Si los puntos situados a una distancia concreta muestran valores similares para la variable medida, el numerador se aproxima al producto de dos desviaciones positivas o de dos negativas, por lo que se obtiene una correlación positiva. Si los puntos muestran valores muy diferentes, el numerador será una correlación negativa. Así, para el caso de autocorrelación positiva I tiende a $+1$, si la autocorrelación no existe $I = 0$ (en realidad el valor esperado de I en ausencia de autocorrelación es $-(N-1)^{-1}$, siendo N el número de puntos), y para el caso de autocorrelación negativa I tiende a -1 .

Algunos autores han usado un índice de Moran normalizado (Z) (Duncan, 1991; Duncan y Stewart, 1991):

$$Z = \frac{I - E}{\sqrt{\text{var}(I)}} \quad (4)$$

en el que $E = -(N-1)^{-1}$ es el valor esperado de I bajo la hipótesis nula de aleatoriedad y N es el número total de puntos cartografiados, siendo $\text{var}(I)$ la varianza de I (Cliff y Ord, 1981; Upton y Fingleton, 1985). La ventaja de este índice consiste en fijar los niveles de significación, por ejemplo $Z = 1,96$ para $\alpha = 0,05$.

En un contexto forestal, Rozas (2003) estudió en un bosque mixto de la Cornisa Cantábrica patrones espaciales de la edad de robles (*Quercus robur* L.) y hayas (*Fagus sylvatica* L.). Estos patrones parecían explicarse por las distintas estrategias de regeneración de cada especie y su tolerancia al establecimiento en la sombra.

Las plántulas de haya aparecían tanto en claros como bajo robles adultos, mientras que el roble sólo se regeneraba en claros de bosque. Existen abundantes ejemplos basados aplicados al estudio espacial de la variabilidad genética (Sokal y Oden 1978a, 1978b; Sakai y Oden, 1983; Heywood, 1991; Epperson y Li, 1996; Escudero *et al.*, 2003). También se han producido avances en el estudio de la sincronía espaciotemporal de fenómenos ecológicos como la vecería o la dispersión de plagas (Koenig, 2000; Buonacorssi *et al.*, 2001; Bjørnstad *et al.*, 2002).

Otro índice muy usado para estimar la autocorrelación espacial de una variable cuantitativa es la c de Geary (1954):

$$c = \frac{(N-1)}{2 \left(\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} \right)} \cdot \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} (x_i - x_j)^2}{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2} \quad (5)$$

Los símbolos son similares a los usados en la ecuación (2). El índice c varía desde 0 hasta 3 (Legendre y Fortin, 1989). Su interpretación es opuesta a la de la I de Moran, ya que los valores de c que tienden a 0 ($c < 1$) indican autocorrelación positiva, mientras que cuando c tiende a 2 ($c > 1$) corresponde a autocorrelación negativa y, en ausencia de autocorrelación espacial significativa, $c = 1$. Es decir que altos valores de c equivalen a bajos valores de I y viceversa. La elección entre I y c dependen en gran parte del investigador, ya que cada uno ofrece ventajas y desventajas. El índice I de Moran es un coeficiente de autocorrelación de la muestra. Por el contrario, la c de Geary se basa en la idea de que la varianza de la diferencia entre dos variables aleatorias depende de su covarianza (Dutilleul, 1998). Cliff y Ord (1981) señalan que I parece estar menos afectado por la distribución de los datos que c y adjudican una ligera ventaja estadística a I respecto a c . Sin embargo, el índice I de Moran parece ser más sensible a los valores extremos que el índice c (Legendre y Fortin, 1989).

Un correlograma es un gráfico que muestra cómo cambia la autocorrelación espacial, expresada por un índice que puede ser I o c (en ordenadas) en función de la distancia (en abscisas). La distancia a la cual el correlograma cruza el eje imaginario de autocorrelación espacial nula [$I = 0$ en el caso de la I de Moran o, de forma más estricta, $I = -(N-1)^{-1}$] corresponde al tamaño o diámetro medio de la mancha («patch») de influencia

de la variable analizada. Otros autores han definido el rango de autocorrelación espacial positiva como el punto en el que el correlograma cortaría el intervalo de confianza superior en el caso de estimar la significación para los coeficientes de autocorrelación mediante intervalos de confianza (Miller *et al.*, 2002). Recientemente, se han desarrollado correlogramas continuos no paramétricos («spline correlogram») para series espacio-temporales que pueden sustituir en el futuro a los correlogramas en clases discretas (Bjørnstad y Falck, 2000).

Si el correlograma se calcula para todas las direcciones, se habla de correlograma omnidireccional y se asume isotropía para la variable de estudio. Por el contrario, un correlograma direccional se calcula en una dirección preferente porque se sospecha que la variable se distribuye de forma anisotrópica. En este caso se agrupan los pares de puntos por clases de distancia y clases de dirección y se representa cada correlograma para cada dirección. Existe la posibilidad de representar estos correlogramas direccionales en forma de diagrama de anillos o «rosa de los vientos» mediante sectores anulares de distinto color, que indica el valor de la autocorrelación, para distintas clases de distancia y dirección (Oden y Sokal, 1986). En cualquier caso, la distancia se divide en una serie de clases discretas que, en el caso ideal, deberían ser equifrecuentes para asegurarnos de que la estima de autocorrelación y su significación no varían con la clase de distancia (Dutilleul y Legendre, 1993). Los correlogramas suelen presentarse con clases equidistantes, más fáciles de interpretar, aunque la robustez estadística es muchas veces mayor con clases equifrecuentes. Esto se debe a que a distancias mayores el número de comparaciones disminuye por lo que es aconsejable no considerar aquellas clases con menos de 20-30 pares de puntos o bien con menos del 1% de todos los pares de localidades, dado que el requisito de normalidad puede no cumplirse para grupos tan pequeños (Upton y Fingleton, 1985; Sokal y Thomson, 1987; Legendre y Fortin, 1989). La elección del intervalo de las clases de distancia es arbitraria en función de la escala y el objeto de estudio. La distancia más pequeña debería ser igual o como máximo el doble del supuesto grano («resolución») del patrón espacial (Dutilleul, 1998). Aparecen aquí temas recurrentes como la escala de interés del análisis espacial (Wiens, 1989). De hecho, los métodos de análisis espacial como los correlogramas univariados sirven también para optimizar el muestreo de campo (Fortin *et al.*, 1989).

La significación de un correlograma se contrasta en dos niveles: para cada coeficiente de autocorrelación a cada clase de distancia y a nivel global. Los tests de significación de cada coeficiente de autocorrelación para las k clases de distancia no constituyen un test de significación global del correlograma, ya que dichos tests no son independientes (p.ej. Sakai y Oden, 1983). Por lo tanto, para obtener la significación global del correlograma (α') se realiza un test global basado en una corrección de Bonferroni (Legendre y Fortin, 1989; Legendre y Legendre, 1998). El método más sencillo consiste en obtener el nivel global de significación dividiendo el nivel de significación inicial α (normalmente $\alpha = 0,05$) por el número de clases k obteniéndose así un nivel global de significación $\alpha' = \alpha / k$ (Oden, 1984). Para que el correlograma sea globalmente significativo, el coeficiente I o c deben ser significativos para α' en al menos una clase de distancia.

En general, la forma del correlograma indica el patrón espacial descrito (Sokal y Oden, 1978a, 1978b; Legendre y Fortin, 1989; Thomson *et al.*, 1996). Existen así formas típicas como un correlograma cuyos valores disminuyen al aumentar la distancia en el caso de la I de Moran, y que corresponde a un gradiente o correlogramas con subidas y bajadas marcadas, que corresponden a patrones cíclicos. En un contexto ecológico, Sokal (1979) propuso algunos procesos que podrían inferirse a partir de la forma del correlograma de Moran. Por ejemplo, una agregación positiva a pequeña escala puede deberse a procesos de dispersión o a interacciones positivas (facilitación) o bien a la disposición de micrositios favorables para el establecimiento, mientras que valores negativos de autocorrelación a mayor escala espacial pueden corresponder a la presencia de un gradiente ambiental. Existen casos en los que sólo interesa la estimación local de la autocorrelación espacial (Anselin, 1995; Sokal *et al.*, 1998).

Geoestadística: los semivariogramas

Las técnicas geoestadísticas se están aplicando en ecología con diversos objetivos, desde la descripción de la estructura espacial hasta la interpolación (Rossi *et al.*, 1992). Sin embargo, estas aproximaciones se desarrollaron inicialmente para variables físicas que varían de forma continua en el espacio y que muestran una varianza más o menos estable en el área de muestreo. Muchos datos en ecología consisten en variables discretas

en el espacio y suelen formar patrones espaciales en agregados o parches con abundantes ceros y claramente no estacionarios (Figura 2.B.), por lo que aproximaciones enfocadas a datos discretos son a veces más apropiadas (Perry *et al.*, 2002).

Como se ha señalado, a pesar de ser los árboles objetos discretos en el espacio, algunas de las variables que los caracterizan (tamaño, genotipo, edad) pueden considerarse consecuencia de factores ambientales continuos tales como la radiación, el régimen de viento, el agua y los nutrientes disponibles en el suelo (Biondi *et al.*, 1994; Kuuluvainen *et al.*, 1993, 1996, 1998). Una variable z se dice regionalizada (o autocorrelacionada) cuando se pueden predecir los valores de esta variable en algunos puntos del espacio a partir de valores conocidos en otros puntos de muestreo cuyas posiciones espaciales son conocidas. Este ha sido el objeto de estudio de la geoestadística, que cuantifica la relación entre una variable medida en un punto y esa misma variable medida en puntos situados a distancias conocidas (Isaaks y Srivastava, 1989). Podemos dividir la variabilidad de una variable regionalizada z en al menos tres componentes: $z = f + s + e$, siendo: f , una tendencia a gran escala; s , la dependencia espacial local; y e es el término de error distribuido según una distribución normal.

Si z_x y z_{x+i} son los valores que toma una variable regionalizada z (p. ej. la altura) medida en dos puntos x , $x + i$ separados por una distancia i (desfase o «lag»), y $n(i)$ es el número de pares de puntos separados por la distancia i , la semivarianza $\gamma(i)$ se estima mediante la siguiente fórmula (Isaaks y Srivastava, 1989; Cresie, 1993; Pannatier, 1996):

$$\gamma(i) = \frac{1}{2 \cdot n(i)} \sum_{x=1}^{n(i)} (z_{x+i} - z_x)^2 \quad (6)$$

En realidad el semivariograma y los análisis clásicos de varianza, incluyendo también el diseño experimental, están muy relacionados ya que el semivariograma está compuesto por la acumulación de componentes de la varianza agrupados de forma anidada (Legendre *et al.*, 1990; Bellehumeur y Legendre, 1998; Wagner, 2003). En general, se pueden relacionar correlogramas y semivariogramas si asumimos estacionariedad de segundo orden (media y varianza no cambian con respecto a su posición espacial), en cuyo caso:

$$C(i) = C(0) - \gamma(i) \quad (7)$$

en la cual $C(i)$ es la covarianza de los pares de puntos separados por una distancia i , y $C(0)$ es la varianza de los datos. Podemos entonces definir una función $\rho(i)$ de autocorrelación espacial:

$$\rho(i) = \frac{C(i)}{C(0)} = 1 - \frac{\gamma(i)}{C(0)} \quad (8)$$

Esta ecuación muestra la relación inversa entre correlogramas de Moran y semivariogramas (Legendre y Legendre, 1998). En el caso concreto de la c de Geary, cuya interpretación es similar a la de la semivarianza $\gamma(i)$, obtenemos:

$$c = 1 - \frac{C(i)}{C(0)} = 1 - \rho(i) = \frac{\gamma(i)}{C(0)} \quad (9)$$

Un semivariograma (o variograma) experimental es una representación gráfica de los valores de la semivarianza $\gamma(i)$ en función de la distancia i para un conjunto de datos. La semivarianza se obtiene promediando, para clases de distancia discretas, los valores de semivarianza obtenidos dentro de esa clase o rango de distancia. En el fondo, es una representación análoga al correlograma, salvo que en el correlograma representamos similitud (correlación) y el semivariograma se basa en diferencias (semivarianza). Normalmente, el último tercio del semivariograma no se tiene en cuenta debido al bajo número de pares comparados a distancias grandes. Los semivariogramas calculados en una dirección y en la dirección opuesta son idénticos (Pannatier, 1996). Como en el caso de los correlogramas, para detectar y estimar el grado de anisotropía de la estructura espacial se realizan correlogramas en distintas direcciones fijas. Si la parcela se ha orientado con los ejes x e y siguiendo las direcciones E y N, respectivamente, los semivariogramas direccionales se realizan siguiendo las direcciones basadas en los ángulos 0° (E), 45° (NE), 90° (N) y 135° (NW). Otro método sería utilizar a modo de resumen la superficie del semivariograma (Pannatier, 1996), pero, a pesar de su claridad gráfica, no se ha usado mucho en ecología. Si la anisotropía fuera débil o inexistente, se puede representar el semivariograma omnidireccional.

Según Matheron (1971), el semivariograma permite la falta de estacionariedad del patrón analizado, a dife-

rencia del correlograma que exige que se cumpla dicha condición en el área de estudio. Por el contrario, los tests de significación sólo se han desarrollado y usado de forma sistemática para correlogramas y no para semivariogramas, por lo que los primeros son más útiles para el contraste de hipótesis en ecología (ver p.ej. Miller *et al.*, 2002).

Los semivariogramas empíricos tienen tres valores característicos que los definen: la meseta («sill»), el rango o alcance («range») y el efecto pepita («nugget»). El rango o alcance es la distancia a la que la semivarianza se estabiliza, por lo que nos señala el tamaño del área de influencia o de la zona de autocorrelación positiva como nos lo indicaba el punto de corte del correlograma con el eje de autocorrelación nula. El efecto pepita (C_0) es la semivarianza en el origen o a una distancia nula, o sea una estimación del error inherente en las medidas y en la variabilidad ambiental a una escala espacial menor que la del muestreo. La meseta ($C_0 + C_1$) es el valor al cual la semivarianza se estabiliza, por lo que describe la cantidad total de varianza de los datos o la intensidad del patrón espacial, siendo C_1 el componente de varianza espacial. No todos los semivariogramas alcanzan una meseta, por ejemplo si no hay estacionariedad, o también pueden mostrar variaciones cíclicas o una subida brusca y un descenso hasta la meseta (efecto agujero). El efecto agujero se debe a la presencia de zonas con valores elevados de la variable rodeadas de zonas con valores bajos («agujeros»), un caso que podría aparecer en situaciones de alta competencia entre plantas (Matérn, 1986).

Como en el caso de los correlogramas, la forma del semivariograma experimental nos indica la estructura del patrón espacial que puede confirmarse mediante la representación espacial de este patrón, ya sea en tres dimensiones o mediante interpolación en dos dimensiones (Burrough, 1987). Una vez calculado y caracterizado el semivariograma experimental, se usan unos modelos básicos (lineal, esférico, exponencial y gaussiano) según la forma del semivariograma experimental para estimar el semivariograma teórico o modelado. Este modelo sirve para interpolar valores desconocidos en puntos no muestreados a partir de observaciones referenciadas espacialmente de la variable de interés, lo que ha dado lugar al «kriging» (krigeage o krigeado) (Matheron, 1971). La calidad de la interpolación depende del número de puntos muestreados, de la calidad de los datos recogidos, de la situación espacial de los puntos, de la distancia entre puntos y de la continuidad

espacial de las variables a interpolar. Además, este método calcula los errores estándar de la interpolación, que pueden usarse para optimizar el diseño del muestreo en el espacio. Dado que la mayor parte de la varianza espacial está contenida al inicio del semivariograma, es decir hasta el rango, es crítico que el ajuste del semivariograma modelado sea muy bueno al menos en las distancias pequeñas, para lo cual se usan distintos métodos (Delfiner, 1979). Un rango espacial muy corto producirá una estima en forma de mapa con manchas pequeñas, mientras que un rango demasiado grande suavizará la interpolación. Existen diversos tipos de «kriging» y otros métodos de interpolación espacial que pueden ser de utilidad a la hora de presentar un patrón de superficies. También se han desarrollado covarianzas multivariadas y modelos de «cokriging» (Wackernagel, 1995).

Como ejemplo aplicado, se muestra el análisis del patrón de superficies de la edad de plántulas de *Pinus uncinata* Mill. en una parcela de 50 m × 40 m en el Castillo de Vinuesa (Soria). Este análisis indicó la existencia de un gradiente marcado en las direcciones 0° y 135° tal y como señalaban los semivariogramas direccionales (Figura 4). El correlograma de Moran omnidireccional fue globalmente significativo ($p \leq 0,05$) y el tamaño medio de la mancha de edad fue de unos 20 m (Camarero y Gutiérrez 1999b). La comparación entre los correlogramas de Moran basados en los datos brutos o en la edad media para cuadrados de 5 × 5 m mostró una mayor resolución espacial en el primer caso, indicando la existencia de manchas menores con un diámetro próximo a 4-5 m. Así, el análisis detallado de una subparcela homogénea dentro de la parcela de Vinuesa, delimitada por los vértices de coordenadas $(x, y) = (10, 10) - (40, 30)$ (ver Figura 4), mostró esta autocorrelación espacial de la edad a pequeña escala (4 m) pero el correlograma de Moran correspondiente no fue globalmente significativo. Existían por tanto dos escalas espaciales de agregación de las plántulas en función de su edad.

Otras técnicas: la dimensión fractal

La geoestadística, los correlogramas o técnicas próximas como el análisis espectral (Ripley, 1978; Ford y Renshaw, 1984) buscan la escala espacial característica de un patrón, por lo que consideran que el patrón espacial varía de una forma más o menos «cíclica» o al me-

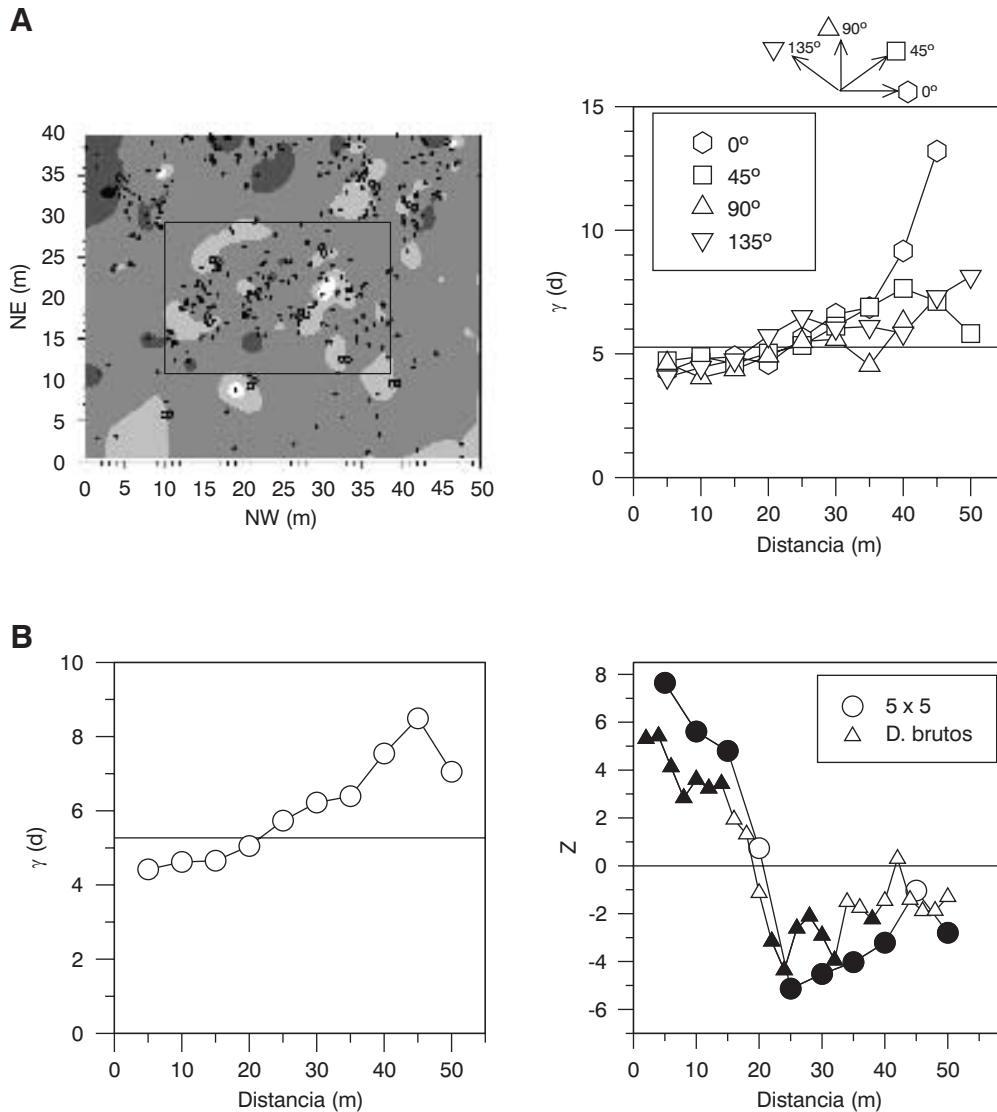


Figura 4. Análisis del patrón de superficies de la edad de las plántulas de *Pinus uncinata* de la parcela de Vinuesa. *A.* Datos de edad interpolados y sus semivariogramas direccionales (direcciones indicadas por los símbolos). En el gráfico interpolado se muestran las localizaciones de las plántulas (puntos). *B.* Semivariograma y correlograma de Moran omnidireccionales (valor Z estandarizado). En el correlograma sólo los puntos negros son significativos ($p \leq 0,05$), mientras que el correlograma sí fue globalmente significativo. Se calcularon dos correlogramas usando los datos de edad media para cada cuadrícula de 5×5 m (círculos, clases de distancia de 5 m) y usando los datos brutos de altura para cada plántula (triángulos, clases de distancia de 2 m). El resto de análisis se basan en la edad media estimada para cuadrículas de 5×5 m. Modificado de Camarero y Gutiérrez (1999b).

nos predecible. Sin embargo, la geometría de muchos procesos en la naturaleza es fractal, caracterizada por dimensiones que son números fraccionarios (Mandelbrot, 1982). El término fractal define los fenómenos espaciales o temporales que son continuos pero no diferenciales por lo que los objetos fractales muestran una

forma similar a distintas escalas. Por ello, se ha utilizado la dimensión fractal (D) como un índice para describir la estructura espacial ya que es una medida relativa de la complejidad (Phillips, 1985; Frontier, 1987; Stoyan y Stoyan, 1994). La dimensión fractal estima la dependencia respecto a la escala de un patrón espacial

por lo que su uso dependerá siempre de la escala de estudio y del objetivo teniendo en cuenta que los procesos y estructuras biológicos no se ajustan a la geometría euclídea pero tampoco son fractales desde un punto de vista estricto. La dimensión fractal se ha usado para caracterizar la complejidad de los patrones espaciales de la vegetación o detectar fronteras en ecotonos (Palmer, 1988; He *et al.*, 1994;). Existen excelentes revisiones de las aplicaciones de los fractales en biología (Kenkel y Walker, 1996) y en ecología forestal (Zeide, 1991; Lorimer *et al.*, 1994). Como ejemplo de uso de la teoría fractal, Milne *et al.* (1996) estudiaron cómo se producía la desaparición del bosque en su límite altitudinal inferior en zonas semiáridas de Estados Unidos. Encontraron un valor crítico de cobertura (59%) a partir del cual los bosquetes fragmentados de árboles pasaban a árboles aislados coincidiendo con la presencia de condiciones ambientales críticas para la supervivencia de los árboles.

En los procesos «ruidosos» o complejos, los efectos a corto plazo predominan (baja autocorrelación) por lo que la dimensión fractal será alta (Burrough, 1983). Bajos valores de dimensión fractal corresponderán a procesos en los que la variación se produce de forma sistemática en escalas grandes (alta autocorrelación). En el caso de transectos, D se calcula a partir de la pendiente (m) de la parte lineal de un semivariograma con ambas escalas logarítmicas (Burrough, 1983; Palmer, 1988):

$$D = (4 - m) / 2 \quad (10)$$

Si la variable no difiere mucho entre dos puntos alejados, la pendiente del semivariograma será $m = 0$ y $D = 2$. En el supuesto de la presencia de autocorrelación espacial, $m > 0$ y $D < 2$. En el caso de tres dimensiones, $D = (6 - m) / 2$, donde $2 \leq D \leq 3$ (He *et al.*, 1994). Para mostrar la dependencia espacial de una variable, se representa el valor de D en función de la distancia o desfase entre puntos («lag») para varias direcciones (fractograma según Palmer, 1988). Otro método muy usado para estimar la dimensión fractal es el conteo de cajas («box-counting»).

Basándose en semivariogramas, Camarero y Gutiérrez (2001) estimaron la dimensión fractal de la altura de individuos de *P. uncinata* en dos ecotonos del límite altitudinal del bosque (Ordesa, Tessó) caracterizados por su contrastada estructura (Figura 5). Las dimensiones fractales de la altura fueron mayores en Tessó que en Ordesa, lo que indica que en el patrón de la altura del

primer sitio predominaban efectos a pequeña escala. La menor dimensión fractal de la altura en Ordesa correspondía a una mayor autocorrelación espacial a mayor escala, ya que en este ecotono la altura de los árboles descendía de forma muy brusca por encima del bosque debido al viento intenso de la zona. La dimensión fractal fue menor en ambos casos en la dirección del gradiente altitudinal (90°), ya que en esta dirección el patrón era más predecible.

Análisis multivariable: el test y el correlograma de Mantel

El test de Mantel (1967) se basa en el cálculo de un coeficiente generalizado de regresión (Z) entre dos matrices:

$$Z = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N X_{ij} Y_{ij} \quad (11)$$

Este índice es simplemente la suma de los productos de los elementos de las matrices (X_{ij}, Y_{ij}). Normalmente, el índice Z se expresa como un índice normalizado (r_M) que varía entre -1 y $+1$. Si disponemos de N puntos de muestreo, podemos elaborar una matriz de distancias ecológicas, por ejemplo basada en su composición florística, usando un coeficiente adecuado de asociación entre estos puntos u objetos (X), y compararla con una matriz de distancias obtenida de forma independiente entre variables abióticas o geográficas medidas en esos mismos puntos (Y). Dado que el test de Mantel se basa en matrices de distancias ecológicas se pueden usar variables de distinto tipo. Como los componentes de las matrices de distancias no son independientes, la significación del estadístico se estima mediante permutaciones (999 para $\alpha = 0,05$ según Manly, 1997). Normalmente, el ecólogo parte de una hipótesis nula claramente establecida, por lo que la significación se estima como la probabilidad de una sola cola obtenida a partir de las permutaciones. Es habitual que aunque el valor de la correlación sea bajo, el índice sea significativo (Dutilleul *et al.*, 2000).

El uso del test de Mantel se ha extendido no sólo al estudio de distancias espaciales o temporales sino también a medidas de similitud ecológica e incluso para contrastar efectos espaciales en un diseño experimental (Legendre y Fortin, 1989; Fortin y Gurevitch, 1993;

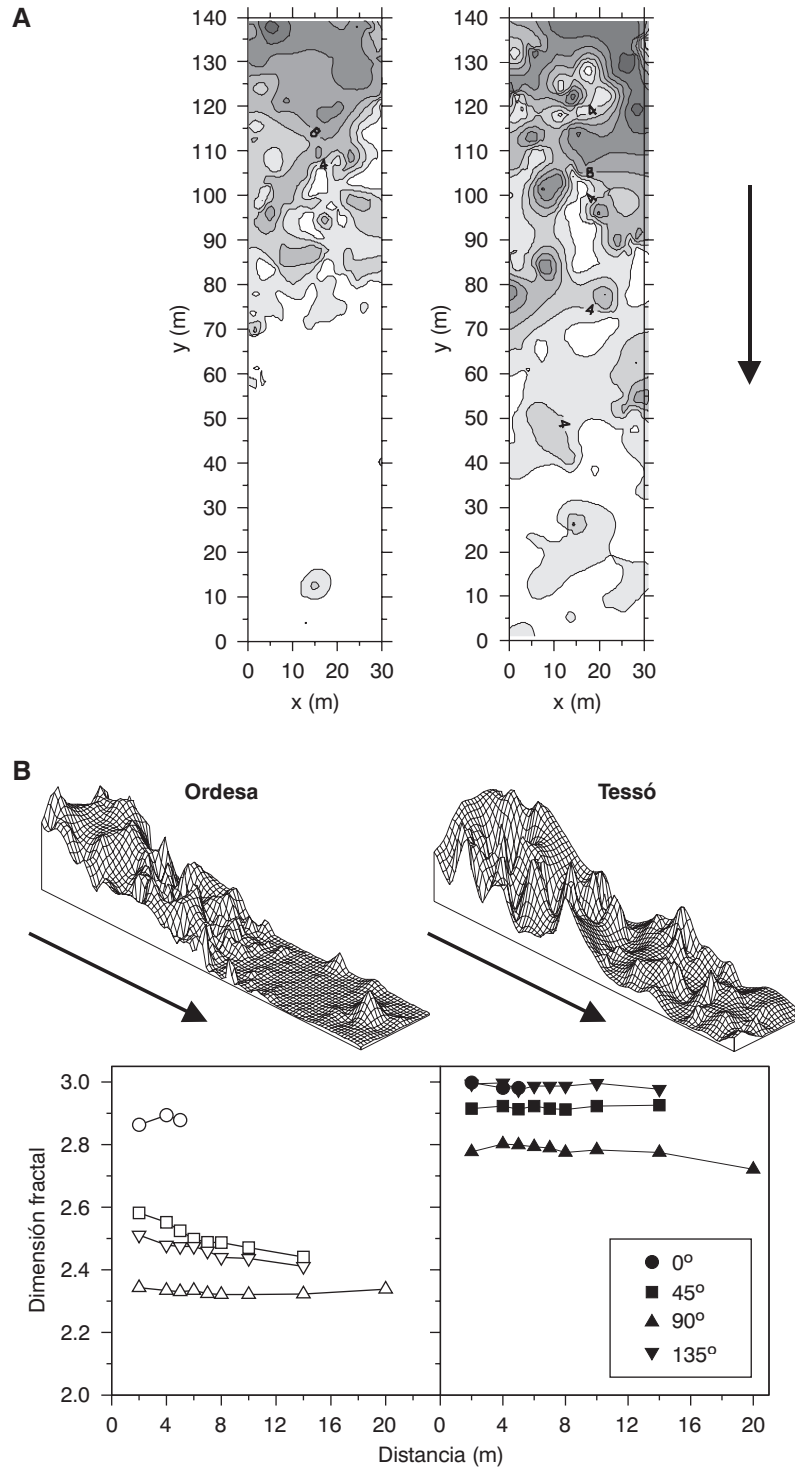


Figura 5. Análisis del patrón de superficie de la altura de *Pinus uncinata* en dos límites altitudinales del bosque (Ordesa y Tessó) basado en la estima de la dimensión fractal. Se muestra la representación de la altura interpolada (A) o en 3 dimensiones (B) junto a la dimensión fractal en función de la distancia y de la dirección). La altitud (eje *y*) aumenta en la dirección que indican las flechas. La dimensión fractal fue mayor en el Tessó donde la altura descendía de forma más gradual hacia arriba. Modificado de Camarero y Gutiérrez (2001).

Dutilleul *et al.*, 2000). En el caso de que la matriz Y corresponda a variables abióticas o ambientales, deberemos saber si las muestras ambientalmente más parecidas son también ecológicamente más similares (p. ej. en cuanto a composición de especies). En el caso de que la matriz Y corresponda a variables espaciales o geográficas, lo que deberemos determinar es si las muestras espacialmente más próximas son ecológicamente más similares. Se puede así comprobar si existe un gradiente espacial en un conjunto multivariable de datos (Legendre y Fortin, 1989). También es posible usar el test de Mantel como un test formal de contraste de hipótesis, comparando la matriz de distancias calculada con la matriz esperada a partir de un modelo conceptual o numérico.

Se han realizado también tests parciales de Mantel en los que una tercera matriz (A) se mantiene constante mientras se estima la relación existente entre las otras dos matrices (Smouse *et al.*, 1986; Legendre y Legendre, 1998). Este test se obtiene mediante una regresión entre cada una de las dos matrices (X , Y) y la tercera matriz (A), utilizándose después los residuos de las regresiones como datos de entrada del test de Mantel. En nuestro contexto, la matriz A sería la matriz de componentes espaciales. En este caso, necesitamos saber cuánta variabilidad de la matriz biótica es explicada por la matriz abiótica y si existe variabilidad residual espacialmente estructurada en la matriz biótica después de extraer los efectos de las variables ambientales. Así, De Chantal *et al.* (2003) estimaron en qué medida la variabilidad del tamaño de las plántulas de *Pinus sylvestris* L. y *Picea abies* (L.) Karst. (matriz Y) respondía a la variabilidad de la radiación (matriz X) dentro de un hueco en el dosel forestal, controlando el efecto del espacio (matriz A). El efecto de la radiación sobre la biomasa, una vez extraída la componente espacial, era significativo en ambos casos ($p < 0,01$) pero mucho mayor para las plántulas de *P. sylvestris*. En un bosque boreal canadiense, Leduc *et al.* (1992) usaron tests parciales de Mantel para estudiar la relación entre variables espaciales, ambientales (suelo) y bióticas (especies de árboles). En los sitios con menor estrés abiótico de su estudio la componente espacial remanente era debida a factores bióticos.

También se ha usado el índice de Mantel para el cálculo de un correlograma multivariable o de Mantel en la descripción de patrones espaciales, cuya significación global se contrasta de forma similar a los correlogramas univariados. En este caso, se calcula el coefi-

ciente de Mantel entre una matriz de distancias o semejanzas ecológicas y una matriz espacial que define las clases espaciales consideradas. De forma análoga al correlograma de Moran, las distancias Euclídeas se ordenan según las clases de distancia espacial y se calcula para cada clase de distancia un índice de Mantel, el cual se representa en forma de correlograma multivariable. A pesar de interpretarse como los correlogramas univariados, el correlograma de Mantel muestra valores de autocorrelación relativos respecto al conjunto de datos, mientras que los correlogramas univariados como el de Moran muestran valores absolutos de dependencia espacial. Por lo tanto, un coeficiente de Mantel positivo en una clase de distancia dada significa que la similitud media entre sitios separados por esa distancia es mayor que la similitud media entre sitios pertenecientes al resto de clases de distancia. Por ello no debe preocuparnos en este caso la intensidad de la correlación, sino identificar qué clases son significativas. En el caso del correlograma de Mantel, los resultados pueden cambiar mucho según las clases de distancia elegidas (Dutilleul, 1998). Es aconsejable siempre estandarizar las variables si están medidas con distintas unidades. La principal limitación del test de Mantel es su exclusiva sensibilidad ante relaciones lineales de autocorrelación espacial, por lo que si existen relaciones no lineales, se aconseja el uso de distancias no euclídeas o de transformaciones de los datos (Legendre y Legendre, 1998). Casi todos los análisis espaciales y multivariados mencionados se pueden realizar con el paquete estadístico R (Legendre y Vaudor, 1991).

Para los dos límites del bosque de *P. uncinata* antes mencionados (Ordesa, Tessó, Camarero *et al.* (2000) calcularon correlogramas de Mantel omnidireccionales usando un conjunto de variables estructurales (diámetros basal y normal, altura, etc.) para distintos tipos de individuos clasificados según su forma (arbustivo, arbóreo) y tamaño (plántula, vástago, joven y adulto). Después, se calcularon correlogramas de Mantel direccionales, siguiendo las direcciones paralela y perpendicular a la pendiente. Se detectó la presencia de un gradiente claro en él Tessó en el que el tamaño de los árboles disminuían gradualmente al ascender («gradiente verdadero» según Dutilleul y Legendre, 1993). Sin embargo, Ordesa mostraba un «falso gradiente», ya que el tamaño de los árboles disminuía de forma brusca al ascender.

El efecto de los factores ambientales locales (viento, nieve) en Ordesa condicionaba también la estructura

espacial de la regeneración. Tests sencillos de Mantel para la regeneración de *P. uncinata* indicaron que la relación entre las matrices espacial y la referida a las plántulas (densidad, diámetro, altura, edad) era significativa en Ordesa ($r_M = -0,10$, $p = 0,003$) pero no en el Tessó ($r_M = 0,02$, $p = 0,679$). La relación negativa en Ordesa señalaba la menor presencia de plántulas dentro del bosque que en el ecotono. Sin embargo el test de Mantel no recogía el efecto no-lineal, unimodal en el caso de Ordesa, que sí tiene en cuenta ciertos tipos de ordenación.

Ordenación y análisis espacial

La ordenación es un grupo de técnicas multivariantes que permiten ordenar o disponer un grupo de objetos a lo largo de pocos ejes o dimensiones en función de la relación entre estos objetos (temporal, espacial, etc.). En el caso ecológico más habitual se ordenan una serie de sitios de muestreo en función de su composición de especies y de sus características ambientales para generar hipótesis sobre la relación entre las distintas especies y las características ambientales (ter Braak, 1987). La ordenación ha sido una de las técnicas más usadas en la descripción de las comunidades y también ha integrado el análisis de variables espaciales para explicar la distribución de especies a distintas escalas. Así, Borcard *et al.* (1992) y Borcard y Legendre (1994) propusieron dividir la variabilidad de un conjunto de datos, que consistían en la abundancia de especies y datos georeferenciados de las variables ambientales potencialmente influyentes, en cuatro componentes distintos e independientes: (a) ambiental, (b) ambiental estructurada por el espacio, (c) espacial y (d) indeterminada. De algún modo, este método es complementario a los tests parciales de Mantel y se ha extendido a modelos basados en la regresión (Méot *et al.*, 1998). El procedimiento básico para efectuar esta partición consiste en realizar ordenaciones parciales (sean según un modelo lineal —RDA, análisis de redundancias— o unimodal —CCA, análisis canónico de correspondencias) de las matrices biótica («especies») y espacial («sitios») controlando el efecto de la matriz ambiental, lo que dará el valor de la variación exclusivamente espacial (c). Una ordenación parcial de las matrices biótica y ambiental, controlando el espacio, servirá para estimar la variación puramente ambiental (a). La matriz espacial se construye mediante las coordenadas iniciales de los puntos de

muestreo (x, y), pudiéndose añadir los términos de un polinomio cúbico ($x^2, y^2, x^2y, xy^2, x^3, y^3$), el cual recoge mayor variabilidad espacial de los datos (Borcard *et al.*, 1992). Seguidamente, pueden retenerse en la matriz espacial final sólo aquellos componentes significativos. También es posible representar en el espacio los distintos componentes retenidos en una ordenación e investigar la variación espacial de variables sintéticas (Legendre y Legendre, 1998). Ya hemos señalado la limitación del test de Mantel a las relaciones lineares, lo que es una desventaja frente a los métodos de ordenación basados en relaciones unimodales (CCA) y aconseja usar ambos métodos (Pelletier *et al.*, 1999).

En un estudio similar en los mismos ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos antes descritos (Ordesa y Tessó), Camarero y Gutiérrez (1999a) estimaron que la variabilidad exclusivamente espacial de la estructura del ecotono era mucho mayor en Ordesa (26%) que en Tessó (4%) mediante análisis de ordenación parciales. Otro ejemplo forestal proviene de la descripción del banco de semillas de un bosque mixto por Olano *et al.* (2002), quienes mediante ordenaciones parciales (CCA) estimaron que el espacio explicaba el 7% de la variación total del banco de semillas, proporción similar a la explicada por la composición actual del bosque.

Detección de fronteras

Muchas técnicas inicialmente aplicadas en el análisis espacial de transectos provienen del análisis de series temporales. Existe sin embargo una diferencia fundamental, ya que la serie temporal tiene un único sentido mientras que el transecto no. Una excepción lo constituyen fenómenos espaciales con una dirección preferente (p.ej. río, avalancha). A diferencia del apartado anterior, la mayoría de las técnicas de este apartado asumen que los datos están tomados en posiciones espaciales contiguas. El estudio de las comunidades vegetales mediante transectos tiene una larga tradición en ecología vegetal para la detección de fronteras en ecotonos (Greig-Smith, 1952; Hill, 1973; Goodall, 1974). El objetivo de estos estudios era determinar la escala a la cual la comunidad exhibía un tamaño típico de mancha o parche («patch»).

Existen varias técnicas de análisis de transectos basadas en el cálculo de varianzas móviles agrupando bloques contiguos (subunidades de igual tamaño) con o sin solapamiento, según el método, a lo largo del

transecto (Bradshaw y Spies, 1992; Ver Hoef *et al.*, 1993; Dale, 1999). Se trata de calcular la varianza para distintos tamaños de bloque y representarla en función del tamaño de bloque. Los picos de varianza indicarán las escalas espaciales de nuestros datos. Existen una serie de desventajas: (i) no existen distribuciones de referencia para contrastar su significación, aunque este inconveniente puede solventarse mediante procedimientos de aleatorización; (ii) algunas de estas técnicas requieren que los bloques se agrupen en potencias de dos; (iii) los grados de libertad disminuyen con el tamaño del bloque; y los resultados son muy sensibles a la posición espacial desde la cual se inician los análisis. No obstante, se han desarrollado nuevas derivaciones del análisis móvil de varianzas que permiten agrupar los bloques aunque no sean potencias de dos (Dale, 1999).

En relación con los análisis móviles de varianzas, se ha introducido en ecología el análisis de «wavelets» (onditas u ondículas) para datos en una o dos dimensiones. Esta metodología procede del análisis de señales (Daubechies, 1992; Dale y Mah, 1998; Torrence y Compo, 1998). Las onditas pueden identificar las escalas del patrón y detectar dónde aparecen los cambios bruscos del valor de la variable. Además, son robustas ante la falta de estacionariedad. Básicamente, se trata de detectar la estructura local de los datos a través de un rango de escalas (Bradshaw y Spies, 1992). Esta metodología consiste en solapar una onda de forma definida y fija, la ondita (los tipos más usados son las de Haar, la de Morlet o el sombrero mejicano), sobre nuestros datos espaciales, en distintas posiciones consecutivas y variando el tamaño de la ondita. En aquellos puntos en los que la ondita «resuena» con nuestros datos se producen picos de varianza que corresponden a cambios bruscos (fronteras o escala espacial) de la variable estudiada. La varianza de la ondita se calcula promediando todos los valores de la serie de datos para cada escala espacial o bien promediando todas las escalas para cada posición espacial. De este modo un gráfico de salida de un análisis de «wavelets» es análogo a un correlograma ya que todos ellos resumen la intensidad del patrón frente a su escala espacial (Dale *et al.*, 2002). En el caso de las onditas se representa y sintetiza la intensidad frente a la escala del patrón espacial y el gráfico resultante de cruzar ambos, lo que da una salida que comprende en total tres gráficos. El tipo de ondita seleccionada afecta a los resultados del análisis, ya que algunas como la de Haar son más adecuadas para detectar fron-

teras (Dale y Mah, 1998). También se puede reconstruir la serie original a partir de los resultados del análisis de onditas. Los análisis de onditas pueden realizarse con el software PASSAGE (Rosenberg, 2002), aunque existen otros programas enfocados al análisis de series temporales que pueden ser adecuados para transectos (p.ej. AutoSignal version 1.6, AISN Software 1999-2002).

Finalmente, mostramos como ejemplo la detección de fronteras mediante «wavelets» en datos simulados para transectos. Se ha seleccionado una ondita continua como el sombrero mejicano por ser más apropiada para describir la escala característica del patrón espacial analizado. La salida de un análisis de «wavelets» de datos tomados a lo largo de un transecto está compuesta por tres gráficos: (i) un gráfico de la varianza de la variable respecto a la posición en el transecto; (ii) un gráfico de la varianza respecto a la escala espacial; y (iii) un gráfico tridimensional resultante de cruzar los dos primeros, en el que los valores relativos de la varianza se indican mediante una superficie coloreada (p. ej. basada en una escala de grises) y que sintetiza la relación entre escala, varianza y posición espacial (Figura 6). El gráfico de la varianza media para todas las escalas respecto a la posición en el transecto es el más útil para detectar fronteras ya que los picos de varianza corresponden a cambios bruscos de la variable analizada. Debe tenerse en cuenta la escala de análisis que puede reducirse para hacer más «fina» la detección y situar con más resolución las fronteras. Así se muestra con datos simulados de un transecto de 100 unidades espaciales en el que la variable corresponde a un ciclo de 5 unidades. Usando una ondita tipo sombrero y variando la escala del 10% al 2% se obtuvo mayor resolución (Figura 6). En nuestro ejemplo la reducción de escala de análisis no detectó bien la escala espacial del patrón, que sí describió correctamente el análisis a la escala 10%. En el caso de los datos cíclicos, el gráfico de escala de grises aparece como un patrón repetitivo de barras de distintas intensidades. En el caso del transecto con datos al azar, este gráfico no muestra ningún patrón lo que indica la ausencia de una escala espacial característica.

Conclusiones

A pesar de la diversidad de aproximaciones de los métodos expuestos, la mayoría de ellos están relacionados y deberían describir patrones espaciales de forma

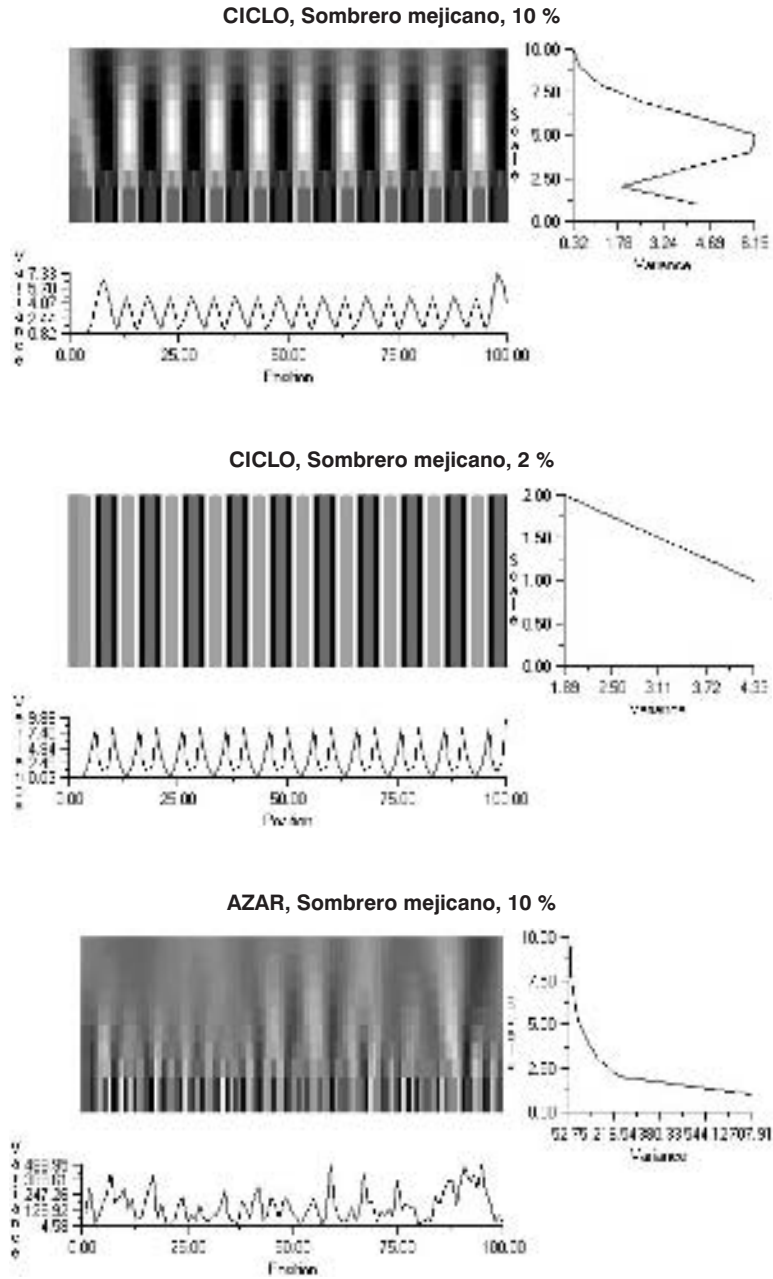


Figura 6. Tres ejemplos de análisis de fronteras basado en «wavelets». Se indica el tipo de datos analizados, la ondita («wavelet») usada y la escala (%) de análisis.

similar. Ya se han mencionado, por ejemplo, las relaciones entre correlogramas y semivariogramas o entre análisis de varianza de bloques agrupados y «wavelets», pero estas relaciones se pueden ampliar a casi todos los métodos de análisis espacial. La elección de cada método debe guiarse por las propiedades básicas del patrón a estudiar, las cuales son: la autocorrelación

espacial, el grado de isotropía, la estacionariedad y la forma de contrastar estadísticamente la significación del patrón detectado. Esta revisión pretende ayudar a los investigadores forestales en el conocimiento de métodos de análisis espacial aplicados en ecología forestal para describir patrones, inferir procesos y plantear nuevas hipótesis.

Agradecimientos

JJC agradece el apoyo de un contrato postdoctoral INIA-Gob. Aragón. Este artículo surgió del «Curso sobre análisis espacial aplicado en ecología» (CCMA, CSIC, Madrid) organizado por la red GLOBIMED (www.globimed.net, MEC). Los datos de Vinuesa se obtuvieron en el proyecto AMB95-0160 (CICYT) dirigido por la Dra. E. Gutiérrez. Agradecemos los comentarios constructivos de los revisores.

Referencias bibliográficas

- ANSELIN L., 1995. Local indicators of spatial association-LISA. *Geogr Anal* 27, 93-115.
- BELLEHUMEUR C., LEGENDRE P., 1998. Multiscale sources of variation in ecological variables: modeling spatial dispersion, elaborating sampling designs. *Landsc Ecol* 13, 15-25.
- BIONDI F., MYERS D.E., AVERY C.C., 1994. Geostatistically modeling of stem size and increment in an old growth forest. *Can J For Res* 24, 1354-1368.
- BJØRNSTAD O.N., FALCK W., 2000. Nonparametric spatial covariance functions: estimation and testing. *Env Ecol Stat* 8, 53-70.
- BJØRNSTAD O.N., PELTONEN M., LIEBHOLD A.M., BALTENSWEILER W., 2002. Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps. *Science* 298, 1020-1023.
- BORCARD D., LEGENDRE P., DRAPEAU P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- BORCARD D., LEGENDRE P., 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Environm Ecol Stat* 1, 37-61.
- BRADSHAW G. A., SPIES T.A., 1992. Characterizing canopy gap structure in forests using wavelet analysis. *J Ecol* 80, 205-215.
- BRODIE C., HOULE G., FORTIN M.-J., 1995. Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Québec reconstructed from spatial analyses. *J Ecol* 83, 309-320.
- BUONACCORSSI J.P., ELKINTON J.S., EVANS S.R., LIEBHOLD A.M., 2001. Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* 82, 1668-1679.
- BURROUGH P.A., 1983. Multiscale sources of spatial variation in soil. I. The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *J Soil Sci* 34, 577-597.
- BURROUGH P.A., 1987. Spatial aspects of ecological data. En: *Data analysis in community and landscape ecology*. Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R., Cambridge University Press, Cambridge, pp. 213-248.
- CAMARERO J. J., GUTIÉRREZ E., 1999a. Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Écoscience* 6, 451-464.
- CAMARERO J.J., GUTIÉRREZ E., 1999b. Estructura, patrón espacial y regeneración de una población de *Pinus uncinata* Ram. en su límite occidental de distribución (Castillo de Vinuesa, Soria-La Rioja). *Zubía* 17, 99-153.
- CAMARERO J.J., GUTIÉRREZ E., FORTIN M.-J., 2000. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *For Ecol Manage* 14, 1-16.
- CAMARERO J.J., GUTIÉRREZ E., 2001. Spatial variability of tree height at treeline ecotones in the Pyrenees. *Orsis* 16, 133-144.
- CLIFF A.D., ORD J.K., 1981. *Spatial Processes: Models and Applications*. Pion Ltd., London.
- CLIFFORD P., RICHARDSON S., HÉMON D., 1989. Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 45, 123-134.
- CRESSIE N.A.C., 1993. *Statistics for spatial data*. Wiley, New York.
- DALE M.R.T., 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- DALE M.R.T., MAH M., 1998. The use of wavelets for spatial pattern analysis in ecology. *J Veg Sci* 9, 805-814.
- DALE M.R.T., DIXON P., FORTIN M.-J., LEGENDRE P., MYERS D.E., ROSENBERG M.S., 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25, 558-577.
- DAUBECHIES I., 1992. *Ten Lectures on Wavelets*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia.
- DE CHANTAL M., LEINONEN K., KUULUVAINEN T., CESCATTI A., 2003. Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *For Ecol Manage* 176, 321-336.
- DELFINER P., 1979. *Basic introduction to geostatistics- Part I*. C-78, cap. I-V. Ecole des Mines de Paris, Centre de Géostatistique, Fontainebleau.
- DUNCAN R.P., 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *J Ecol* 79, 1073-1084.
- DUNCAN R.P., STEWART G.H., 1991. The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Can J For Res* 21, 1703-1710.
- DUTILLEUL P., 1993. Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49, 305-314.
- DUTILLEUL P., 1998. Incorporating scale in ecological experiments: data analysis. En: *Ecological scale: theory and applications*. Peterson D.L., Parker V.T., Columbia University Press, New York, pp. 387-425.
- DUTILLEUL P., LEGENDRE P., 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66, 152-171.
- DUTILLEUL P., STOCKWELL J.D., FRIGON D., LEGENDRE P., 2000. The Mantel test versus Pearson's correlation analysis: Assessment of the differences for biological and environmental studies. *J Agric Biol Environm Stat* 5, 131-150.
- EPPERSON B.K., LI T.-Q., 1996. Measurement of genetic structure within populations using Moran's spatial autocorrelation statistics. *PNAS* 93, 10528-10532.

- ESCUADERO A., IRIONDO J.M., TORRES M.E., 2003. Spatial analysis of genetic diversity as a tool for plant conservation. *Biol Conserv* 113, 351-365.
- FORD E.D., RENSHAW E., 1984. The interpretation of process from pattern using two-dimensional spectral analysis: modelling single species patterns in vegetation. *Vegetatio* 56, 113-123.
- FORTIN M.-J., 1999. *Spatial Statistics in Landscape Ecology*. En: *Landscape Ecological Analysis. Issues and Applications*. Peterson D.L., Parker V.T., Springer-Verlag, New York, pp. 253-279.
- FORTIN M.-J., DRAPEAU P., LEGENDRE P., 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetatio* 83, 209-222.
- FORTIN M.-J., GUREVITCH J., 1993. Mantel tests: spatial structure in field experiments. En: *Designs and analysis of ecological experiments*. Scheiner S.M., Gurevitch J., Oxford University Press, New York, pp. 308-326.
- FORTIN M.-J., DALE M.R.T., VER HOEF J. 2002. Spatial analysis in ecology. En: *Encyclopedia of Environmetrics*, El-Shaarawi A.H., Piegorsch W.W., Wiley, Chichester, pp. 2051-2058.
- FRONTIER S., 1987. Applications of fractal theory to ecology. En: *Developments in numerical ecology*, Legendre P., Legendre L., Springer-Verlag, Berlin, pp. 335-378.
- GEARY R.C., 1954. The contiguity ratio and statistical mapping. *Incorp Stat* 5, 115-145.
- GOODALL D.W., 1974. A new method for the analysis of spatial pattern by random pairing of quadrats. *Vegetatio* 29, 135-146.
- GOODCHILD M., GETIS A. (eds.), 2000. *Spatial Analysis and GIS*. *J Geogr Syst* 2, 1-110.
- GREIG-SMITH P., 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann Bot* 16, 293-316.
- GRIFFITH D.A., 1987. *Spatial autocorrelation: a primer*. Assoc. Am. Geogr., Washington.
- GRIFFITH D.A., 1992. What is spatial autocorrelation? Reflections on the past 25 years of spatial statistics. *L'Espace Géographique* 3, 265-280.
- GRUBB P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol Rev* 52, 107-145.
- HE F., LEGENDRE P., BELLEHUMEUR C., LAFRANKIE J.V., 1994. Diversity pattern and spatial scale: a study of a tropical rain forest of Malaysia. *Env Ecol Stat* 1, 265-286.
- HEYWOOD J.S., 1991. Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Ann Rev Ecol Syst* 22, 335-355.
- HILL M.O., 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *J Ecol* 61, 225-235.
- HOULE G., 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link(s). *Écoscience* 2, 238-244.
- ISAAKS E.H., SRIVASTAVA R.M., 1989. *An introduction to applied geostatistics*. Oxford University Press, New York.
- JOURNAL A.G., HUIJBREGTS C.T., 1978. *Mining Geostatistics*. Academic Press, New York.
- KENKEL N.C., WALKER D.J., 1996. Fractals in the biological sciences. *Coenoses* 11, 77-100.
- KOENIG W.D., 2000. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *TREE* 14, 22-26.
- KUULUVAINEN T., HOKKANEN T.J., JÄRVINEN E., PUKKALA T., 1993. Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system. *Can J For Res* 23, 2101-2109.
- KUULUVAINEN T., JÄRVINEN E., HOKKANEN T.J., ROUVINEN S., HEIKKINEN K., 1998. Structural heterogeneity and spatial autocorrelation in a natural mature *Pinus sylvestris* dominated forest. *Ecography* 21, 159-174.
- KUULUVAINEN T., PENTTINEN A., LEINONEN K., NYGREN M., 1996. Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from boreal spruce forest in Southern Finland. *Silva Fennica* 30, 315-328.
- LEDUC A., DRAPEAU P., BERGERON Y., LEGENDRE P., 1992. Study of spatial components of forest cover using partial Mantel tests and path analysis. *J Veg Sci* 3, 69-78.
- LEGENDRE P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology* 74, 1659-1673.
- LEGENDRE P., FORTIN M.-J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80, 107-138.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1998. *Numerical ecology: Developments in Environmental Modelling*. Elsevier, New York.
- LEGENDRE P., ODEN N.L., SOKAL R.R., VAUDOR A., KIM J., 1990. Approximate analysis of variance of spatially autocorrelated regional data. *J Classif* 7, 53-75.
- LEGENDRE P., VAUDOR A., 1991. *Le Progiiciel R - Analyse Multidimensionnelle, Analyse Spatiale, versions CMS (IBM), VMS (VAX) et Macintosh*. Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada.
- LORIMER N.D., HAIGHT R.G., LEARY R.A., 1994. The fractal forest: fractal geometry and applications in forest science. *USDA For Serv Tech Rep NC-170*. St. Paul, USA.
- MANDELBROT B.B., 1982. *The fractal geometry of nature*. Freeman, New York.
- MANLY B.F.J., 1997. *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman & Hall, London.
- MANTEL N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res* 27, 209-220.
- MANTEL N., VALAND R.S., 1970. A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics* 26, 547-558.
- MARGALEF, R., 1997. *Our Biosphere*. Ecology Institute, Oldendorf-Luhe.
- MATÉRN B., 1986. *Spatial variation*. N. 36, *Lectures Notes in Statistics*. Springer-Verlag.
- MATHERON G., 1971. *The theory of regionalised variables*. Centre de Morphologie Mathématique, Fontainebleau.
- MÉOT A., LEGENDRE P., BORCARD D., 1998. Partialling out the spatial component of ecological variation: questions and propositions in the linear modelling framework. *Env Ecol Stat* 5, 1-27.
- MILLER T.F., MLADENOFF D.J., CLAYTON M.K., 2002. Old-growth northern hardwood forests: spatial autocorrelation and patterns of understory vegetation. *Ecol Monogr* 72, 487-503.

- MILNE B.T., JOHNSON A.R., KEITT T.H., HATFIELD C.A., DAVID J., HRABER P., 1996. Detection of critical densities associated with piñon-juniper woodland ecotones. *Ecology* 77, 805-821.
- MORAN P.A., 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37, 17-23.
- NATHAN R., MULLER-LANDAU H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE* 15, 278-285.
- ODEN N.L., 1984. Assessing the significance of a spatial correlogram. *Geogr Anal* 16, 1-16.
- ODEN N.L., SOKAL R.R., 1986. Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms in two dimension. *Syst Zool* 35, 608-617.
- OLANO J.M., CABALLERO I., LASKURAIN N.A., LOIDI J., ESCUDERO A., 2002. Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *J Veg Sci* 13, 775-784.
- PALMER M.W., 1988. Fractal geometry: A tool for describing spatial pattern of plant communities. *Vegetatio* 75, 91-102.
- PANNATIER Y., 1996. Variowin: Software for Spatial Data Analysis in 2D. Springer-Verlag, Berlin.
- PELLETIER B., FYLES J.W., DUTILLEUL P., 1999. Tree species control and spatial structure of forest floor properties in a mixed-species stand. *Écoscience* 6, 79-90.
- PERRY J.N., LIEBHOLD A.M., ROSENBERG M.S., DUNGAN J., MIRITI M., JAKOMULSKA A., CITRONPOUSTY S., 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25, 578-600.
- PHILLIPS J.D., 1985. Measuring complexity of environmental gradients. *Vegetatio* 64, 95-102.
- RIPLEY B.D., 1978. Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities. *J Ecol* 66, 965-981.
- ROSENBERG M.S., 2002. PASSAGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Ver. 1.0. Arizona State University, Tempe, USA.
- ROSSI R.E., MULLA D.J., JOURNEL A.G., FRANZ E.H., 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecol Monogr* 62, 277-314.
- ROZAS V., 2003. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain. *For Ecol Manage* 182, 175-194.
- SAKAI A.K., ODEN N.L., 1983. Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharum* L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. *Am Nat* 122, 489-508.
- SAWADA M., 1999. ROOKCASE: An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-in for exploring global and local spatial autocorrelation. *Bull Ecol Soc Am* 80, 231-234.
- SCHUPP E.W., FUENTES M., 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2, 267-275.
- SMOUSE P.E., LONG J.C., SOKAL R.R., 1986. Multiple regression and correlation extension of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst Zool* 35, 627-632.
- SOKAL R.R., 1979. Ecological parameters inferred from spatial correlograms. En: *Contemporary Quantitative Ecology and Related Ecometrics*. Patil G.P., Rosenzweig M.L., International Co-operative Publishing House, Fairland, pp. 167-196.
- SOKAL R.R., ODEN N.L., 1978a. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biol J Linn Soc* 16, 199-228.
- SOKAL R.R., ODEN N.L., 1978b. Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biol J Linn Soc* 10, 229-249.
- SOKAL R.R., THOMSON J.D., 1987. Applications of spatial autocorrelation in ecology. En: *Developments in Numerical Ecology*. Legendre P., Legendre L., Springer-Verlag, Berlin, pp. 431-466.
- SOKAL R.R., ODEN N.L., THOMSON B.A., 1998. Local spatial autocorrelation in a biological model. *Geogr Anal* 30, 331-354.
- STOYAN D., STOYAN H., 1994. Fractals, random shapes and point fields, methods of geometrical statistics. Wiley, London.
- TER BRAAK C.J.F., 1987. Ordination. En: *Data analysis in community and landscape ecology*. Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R., Cambridge University Press, Cambridge, pp. 91-174.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLÉDEC S., OLIVIER J.M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat Comp* 7, 75-83.
- THOMSON J.D., WEIBLEN G., THOMSON B.A., ALFARO S., LEGENDRE P., 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers and rocks. *Ecology* 77, 1698-1715.
- TILMAN D., KAREIVA P. (eds.), 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press. Princeton.
- TORRENCE C., COMPO G.P., 1998. A practical guide to wavelet analysis. *Bull Am Meteorol Soc* 79, 61-78.
- TURNER M.G., GARDNER P.H., 1994. *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer, New York.
- UPTON G.J.G., FINGLETON B., 1985. *Spatial Data Analysis by Example, Vol. 1. Point Pattern and Quantitative Data*. Wiley, Chichester.
- VER HOEF J.M., CRESSIE N.A.C., GLENN-LEWIN D.C., 1993. Spatial models for spatial statistics: some unification. *J Veg Sci* 4, 441-452.
- WACKERNAGEL H., 1995. *Multivariate statistics: an introduction with applications*. Springer-Verlag, Berlin.
- WAGNER H.H., 2003. Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology* 84, 1045-1057.
- WATT A.S., 1947. Pattern and process in the plant community. *J Ecol* 35, 1-22.
- WIENS J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct Ecol* 3, 385-397.
- ZEIDE B., 1991. Fractal geometry in forestry applications. *For Ecol Manage* 46, 179-188.