

Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos en Ecología

F.T. Maestre

Área de Biodiversidad y Conservación, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España.

Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos en Ecología.

La presencia de distribuciones no aleatorias en el espacio es la norma, más que la excepción, en el mundo real, donde los organismos viven en hábitats que son altamente heterogéneos en el espacio y el tiempo (Stewart *et al.* 2000). La población de un país, de una región e incluso de una ciudad no se distribuye al azar, al igual que ocurre con los árboles en un bosque, con los insectos en un campo de cultivo y con el nitrógeno de una estepa semiárida. El análisis de estas distribuciones o patrones -como comúnmente se les denominan- espaciales es una parte fundamental de una amplia variedad de disciplinas científicas, entre las que se incluyen la ecología, la geología, la geografía, la biología evolutiva y la ingeniería, por citar sólo algunas. Siendo importante en todas ellas, el análisis de datos espacialmente explícitos -datos que contienen información sobre su localización en el espacio- cobra una especial relevancia en ecología y ciencias afines. Por definición, la ecología se encarga del estudio de las relaciones recíprocas entre los organismos y su medio ambiente (Begon *et al.*, 1995), siendo el patrón espacial de los organismos y los factores abióticos un elemento clave para poder entender dichas relaciones.

Bajo el nombre genérico de análisis espacial se engloba a un conjunto de técnicas encaminadas a analizar cuantitativamente datos espacialmente explícitos (Legendre y Fortin, 1989). La utilización de este tipo de análisis en ecología tiene una gran tradición. Ya durante la primera mitad del siglo XX quedó claramente establecido que la distribución de los organismos en el espacio no es aleatoria (ej., Blackman, 1935; Watt, 1947; Ashby, 1948; Withford, 1949), a la vez que comenzaron a desarrollarse métodos para examinar de forma cuantitativa los patrones espaciales de plantas (Watt, 1947) y animales (Bliss, 1941). Desde entonces, el desarrollo de técnicas analíticas ha sido un área de investigación muy fructífera, y hoy en día existen numerosos métodos para describir cuantitativamente el patrón espacial de organismos, factores ambientales y procesos ecológicos (véase Dale, 1999; Perry *et al.*, 2002 y Fortin y Dale, 2005 para revisiones recientes). Junto a este desarrollo, avances en la construcción de una base teórica y de modelos espacialmente explícitos (Tilman y Kareiva, 1997; Hassell *et al.*, 1991; Dunning *et al.*, 1995), han contribuido notablemente a nuestra comprensión de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas naturales.

¿Por qué ha despertado tanto interés el análisis espacial en ecología? Varias son las razones para ello. Si bien el análisis espacial por sí mismo no permite determinar qué proceso está originando la distribución en el espacio de una especie, comunidad o proceso ecológico de interés, proporciona valiosa información sobre los procesos que han sido importantes en su génesis (Pielou, 1961; Ford y Renshaw, 1984; Silvertown y Wilson, 1994). La consideración de los patrones espaciales de los organismos y factores abióticos tiene importantes implicaciones para la construcción y validación de teorías ecológicas (Tilman y Kareiva, 1997), para gestionar especies y hábitats (Escudero *et al.*, 2003; Torres *et al.*, 2003; Dennis *et al.*, 2002) y para minimizar el impacto ambiental de actividades como la fertilización de campos agrícolas y la aplicación de pesticidas (Stenger *et al.*, 2002; Wallinga *et al.*, 1998; Ferguson *et al.*, 2003), entre otros aspectos. Conviene mencionar también que el conocimiento de la estructura espacial de los organismos, factores abióticos o procesos ecológicos bajo estudio resulta de gran importancia para ajustar tests estadísticos (Legendre y Legendre, 1998) y para mejorar el diseño de experimentos (Legendre *et al.*, 2002, 2004).

Debido a la importancia del análisis espacial en ecología y ciencias afines, y a la larga tradición de su uso, no es de extrañar que existan en la actualidad numerosas monografías y revisiones sobre el análisis y modelización de datos espacialmente explícitos (Diggle, 1983; Greig-Smith, 1983; Rossi *et al.*, 1992; Legendre y Legendre, 1998; Dale, 1999; Perry *et al.*, 2002; Bolker *et al.*, 2003; Fortin y Dale, 2005, por citar algunas de las más significativas). No obstante, la mayor parte de estas obras han surgido de manera independiente en distintas disciplinas, y sólo unas pocas obras proporcionan una visión general y balanceada de los distintos métodos de análisis espacial disponibles (Dale, 1999; Dale y Fortin 2005), pese a que se están produciendo avances en el desarrollo de una síntesis global (Dale *et al.*, 2002). Asimismo, las distintas monografías disponibles difieren considerablemente en su rigor matemático y estadístico, y muchas de ellas no son fácilmente accesibles a la mayoría de usuarios potenciales en las áreas de la ecología y las ciencias ambientales (ej., Cressie, 1993).

Independientemente de que abarquen un mayor menor número de técnicas, de que estén enfocadas en una disciplina concreta y de que su rigor matemático/estadístico las haga más o menos accesibles, una característica común a la práctica totalidad de monografías y revisiones publicadas hasta la fecha sobre análisis espacial es que están escritas en inglés. Existen pocas monografías y revisiones sobre el análisis de datos espacialmente explícitos en castellano (Nolasco y Orts, 1991; Gámir *et al.*, 1995; Samper y Ramírez, 1990; Blázquez, 1984; Mateu y Morell, 2003; Moral, 2003, 2004) y hasta la fecha ninguna de ellas proporciona una visión balanceada de las distintas técnicas existentes para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos.

Este monográfico consta de 10 artículos que pretenden contribuir a llenar este vacío. En ellos se introducen algunas de las principales herramientas disponibles para el análisis y modelización de datos ecológicos espacialmente explícitos, y se discuten aspectos como la importancia de la escala, los efectos de la estructura espacial en el análisis de datos y en el diseño de experimentos, la incorporación del espacio en los análisis de las relaciones organismos-ambiente y la detección de ecotonos. En todos los artículos se ha seguido un enfoque moderno y eminentemente ecológico y se ha prestado especial atención en la presentación de las distintas técnicas y conceptos con un lenguaje lo más claro y accesible posible, acorde con la naturaleza de *Ecosistemas*.

En el primer artículo, Daniel García revisa el concepto de escala y su importancia en el análisis espacial de datos ecológicos. Junto a la utilización de un método analítico apropiado, un aspecto de vital importancia a la hora de estudiar el patrón espacial de cualquier variable u organismo es la escala de observación (Wiens, 1989; Levin, 1992). La detección e interpretación de los patrones espaciales que se observan en la realidad se encuentran fuertemente influidos por ella (Levin, 1992; Maestre *et al.*, 2005), por lo que el uso de una escala que permita evaluar correctamente el fenómeno objeto de estudio es un aspecto fundamental a la hora analizar espacialmente datos ecológicos (Cooper *et al.*, 1998).

A continuación aparecen una serie de artículos dedicados a la presentación de distintas técnicas de análisis espacial. Cuando los ecólogos se aproximan al análisis espacial por primera vez, uno de los principales problemas a los que se enfrentan es el de la gran diversidad de métodos y técnicas existentes, que genera numerosas dudas y problemas para decidir cual es el método apropiado a utilizar. Si bien el objetivo de estos artículos no es el de servir de "libro de recetas", sí que se espera que contribuyan a mostrar la diversidad de opciones analíticas existentes, así como a guiar a los ecólogos en su uso. Sería, no obstante, ilusorio tratar de recopilar todos los métodos desarrollados hasta la fecha en este monográfico, por lo que se ha optado por presentar aquellas técnicas que son más utilizadas por los ecólogos y otras que, si bien no son muy utilizadas, tienen un gran potencial para que así lo sean.

En el segundo artículo del monográfico, Marcelino de la Cruz introduce distintas técnicas para analizar espacialmente datos mapeados (datos de los que se dispone su coordenada espacial exacta). Estas técnicas son muy utilizadas por ecólogos e ingenieros forestales para caracterizar el patrón espacial de las especies vegetales (Dale, 1999; Haase, 1995), así como para estudiar las interacciones intra- e inter-específicas (e.g. Martens *et al.*, 1997; Haase *et al.*, 1996; Armas y Pugnaire, 2005).

A continuación, José Luis Quero introduce una técnica de aparición relativamente reciente, pero que está siendo muy utilizada para el análisis de variables ordinales y binarias: el análisis espacial mediante índices de distancia o SADIE (del inglés "Spatial analysis by distance indices"; Perry, 1998). Inicialmente concebido para el análisis espacial de la distribución de poblaciones de insectos en campos de cultivo, cuyas características numéricas (datos recogidos en forma de conteos, elevado número de ceros en los muestreos, distribución de Poisson) hacían difícil la utilización de las técnicas disponibles hasta la fecha, en los últimos años se ha aplicado con éxito en el análisis de patrones espaciales de organismos-hongos (Turechek y Madden, 1999), plantas vasculares (Maestre y Cortina, 2002), nematodos (Perry, 1998), líquenes (Maestre, 2003) y lombrices (Rossi, 2004), entre otros- y de procesos ecológicos como la mortalidad de plántulas (Maestre *et al.*, 2003).

En el siguiente artículo, Antonio Gallardo revisa las principales técnicas geoestadísticas. La teoría de las variables regionalizadas, desarrollada por Matheron durante las décadas de los sesenta y setenta (Matheron, 1971), supuso el desarrollo de un nuevo conjunto de técnicas de análisis espacial que, con el nombre genérico de geoestadística, permiten caracterizar y modelar el patrón espacial de variables continuas autocorreladas (Rossi *et al.*, 1992; Goovaerts, 1997). Inicialmente desarrolladas para la detección del patrón espacial y el cartografiado de yacimientos minerales (Journel y Huigbrets, 1978), en las dos últimas décadas se han utilizado técnicas geoestadísticas con notable éxito en ecología para

caracterizar el patrón espacial de organismos y factores abióticos (Rossi *et al.*, 1992), para obtener mapas de interpolación de variables ecológicas en regiones del espacio no muestreadas (Jackson y Caldwell, 1993), para realizar simulaciones que mantienen la estructura espacial de los datos (Gallardo *et al.*, 2005) y para comparar los patrones espaciales de factores bióticos y abióticos (Saetre, 1999; Maestre y Cortina, 2002).

Arantzazu López de Luzuriaga y José M^a Olano revisan a continuación la utilización de métodos multivariantes en el análisis espacial de datos ecológicos. El uso de técnicas de análisis multivariable en ecología está ampliamente generalizado, algo que no es de extrañar dado la propia naturaleza multidimensional de los datos ecológicos (Legendre y Legendre, 1998). Pese a ello, la incorporación del espacio en este tipo de análisis no está tan extendida como debiera, pese a que en las últimas décadas se han producido importantes avances metodológicos en este sentido (e.g., Borcard *et al.*, 1992, 2004). En este artículo se introducen algunos de los métodos más empleados para considerar la dimensión espacial de los datos en un contexto multivariante, algo de vital importancia para aumentar la capacidad predictiva de este tipo de análisis, así como para interpretar adecuadamente los resultados de los mismos.

En el siguiente artículo, Susana Bautista y Francisco Rodríguez introducen una técnica prácticamente desconocida en ecología pero con gran potencial, la de los modelos ocultos de Markov (del inglés *Hidden Markov models*). Este método se utiliza para analizar patrones que no son observables directamente, pero que pueden observarse de forma indirecta y probabilística. Estos modelos se están aplicando con mucho éxito en áreas como el reconocimiento de la voz humana (Huang, 2001), la economía (Bhar y Hamori, 2004) y la bioinformática (Koski, 2002), y presentan numerosos atractivos para su utilización con datos ecológicos.

Jesús Julio Camarero y Marie Josée Fortin revisan en su artículo los principales conceptos y técnicas asociados a la detección de bordes y ecotonos en ecosistemas terrestres. Dicha detección ha sido una parte fundamental de la investigación ecológica durante décadas (Margalef, 1974; Terradas, 2001), y resulta de gran importancia debido a la relevancia y frecuencia de los ecotonos en los ecosistemas naturales, agrícolas y antrópicos. Asimismo, el estudio de los ecotonos está cobrando especial importancia en la última década, ya que son especialmente vulnerables al cambio climático en el que se encuentra inmerso nuestro planeta (Valladares *et al.*, 2005).

Miguel Ángel Zavala y colaboradores presentan a continuación los principales modelos espacialmente explícitos, cuya utilización en ecología ha sufrido un auge considerable en la última década (Tilman y Kareiva, 1997; Hassell *et al.*, 1991; Bolker *et al.*, 2003). Si bien presentan numerosas aplicaciones, como se pone de manifiesto en el artículo, estos modelos resultan especialmente útiles cuando se trabaja con especies longevas de crecimiento muy lento, ya que permiten estudiar procesos e interacciones a nivel de población y comunidad utilizando escalas espaciales y temporales que no son fácilmente abordables desde un punto de vista empírico.

En el siguiente artículo, Luis Santamaría y colaboradores ilustran cómo la incorporación del espacio permite avanzar nuestro conocimiento sobre procesos ecológicos y evolutivos clave, como la dispersión y las interacciones planta-animal. Utilizando distintos ejemplos de la cuenca mediterránea y de zonas tropicales, estos autores muestran cómo la consideración de la heterogeneidad ambiental y de la respuesta de los dispersores y plantas a la misma es fundamental para poder entender los patrones de dispersión de las semillas, patrones que podrían no detectarse en caso de obviar el componente espacial de las interacciones planta-dispersor.

Los efectos que la estructura espacial de los datos tiene en el análisis de datos ecológicos y en el diseño de experimentos son discutidos en el último artículo del monográfico por Rafael Zas. Este aspecto, frecuentemente olvidado, es de gran importancia, ya que la mayoría de tests estadísticos y diseños experimentales se basan en la utilización de técnicas paramétricas (ej. ANOVA o regresión) que asumen independencia entre las observaciones, invalidada por la presencia de autocorrelación espacial (Legendre *et al.*, 2002, 2004).

Como podrá comprobar el lector, el análisis de datos espacialmente explícitos es un área especialmente activa dentro de la ecología, y el presente monográfico pretende estimular el interés sobre la dimensión espacial de los datos ecológicos, así como la utilización de técnicas apropiadas para tenerla en cuenta a la hora de analizarlos y modelizarlos. Esta consideración es especialmente importante para mejorar nuestro conocimiento sobre el funcionamiento del complejo, apasionante y espacialmente explícito mundo que nos rodea, así como para gestionarlo de una manera acorde a sus características.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a todos los autores el interés que han mostrado por participar en este monográfico desde el primer momento y el esfuerzo que han realizado en sus respectivos artículos. La iniciativa para realizar este monográfico ha surgido dentro del grupo de trabajo "Ecología espacial" (ECESPA) de la Asociación Española de Ecología Terrestre (www.ecologiaespacial.es). Este artículo ha sido elaborado gracias a un contrato Ramón y Cajal del Ministerio de Educación y Ciencia en el marco de los proyectos CEFEMED (URJC-RNT-063-2), REMEDINAL (S-0505/AMB/0335) y SPABIOCRUST (ECPG 231/607), financiados por la Comunidad de Madrid (CM), la CM y la Universidad Rey Juan Carlos y la British Ecological Society, respectivamente.

Referencias

- Armas, C. y Pugnaire, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93: 978-989.
- Ashby, E. 1948. Statistical Ecology. II. A reassessment. *The Botanical Review* 14: 222-234.
- Bhar, R. y Hamori, S. 2004. *Hidden Markov Models: Applications to Financial Economics*. Springer, Berlin.
- Blackman, G. E. 1935. A study by statistical methods of the distribution of species in grassland. *Annals of Botany* 49: 749-777.
- Blázquez, R. 1984. *Geoestadística aplicada a la mecánica del suelo*. CEDEX, Madrid.
- Bliss, C. I. 1941. Statistical problems in estimating populations of Japanese beetle larvae. *Journal of Economic Entomology* 34: 221-232.
- Bolker, B., Pacala, S. y Neuhauser, C. 2003. Spatial dynamics in model plant communities: What do we really know? *American Naturalist* 162: 135-148.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois, C. y Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826-1832.
- Cooper, S. D., Diehl, S., Kratz, K. y Sarnelle, O. 1988. Implications of scale for patterns and processes in stream ecology. *Australian Journal of Ecology* 23: 27-40.
- Cressie, N. 1993. *Statistics for Spatial Data*. Wiley-Interscience, New York.
- Dale, M. R. T. 1999. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Dale, M. R. T., Dixon, P., Fortin, M. J., Legendre, P. y Myers, D. E. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25: 558-577.
- Dennis, P., Aspinall, R. J. y Gordon, I. J. 2002. Spatial distribution of upland beetles in relation to landform, vegetation and grazing management. *Basic and Applied Ecology* 3: 183-193.
- Diggle, P. J. 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Escudero, A., Iriondo, J. M. y Torres, M. E. 2003. Spatial analysis of genetic diversity as a tool for plant conservation. *Biological Conservation* 113: 351-365.
- Ford, E. D. y 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. y Dale, M. R. T. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Gallardo, A., Paramá, R. y Covelo, F. 2005. Soil ammonium vs. nitrate spatial pattern in six plant communities: simulated effect on plant populations. *Plant and Soil* 277: 207–219.
- Gámir, A. , Ruiz, M. y Seguí, J.M. 1995. *Prácticas de análisis espacial*. Oikos-Tau, Barcelona.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-Function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6: 575-582.
- Haase, P., Pugnaire, F. I., Clarck, S. C. y Incoll, L. D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern . *Journal of Vegetation Science* 7: 527-534.
- Hassell, M. P., Comins, H. y May, R. M. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353: 255–258.
- Huang, X. D. 1991. *Hidden Markov Models for Speech Recognition*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Koski, T. 2002. *Hidden Markov Models of Bioinformatics*. Springer, Berlin, Alemania.
- Legendre, P. y Fortin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Second english edition. Elsevier Publishers, Amsterdam, Holanda.
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M. J., Gurevitch, J. y Myers, D. E. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25: 601-615.
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M. J., Casgrain, P. y Gurevitch, J. 2004. Effects of spatial structures on the results of field experiments. *Ecology* 85: 3202-3214.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Maestre, F. T. 2003. Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *Lichenologist* 35: 71-81.
- Maestre, F. T. y Cortina, J. 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241: 279-291.
- Maestre, F. T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J. y Vallejo, R. 2003. Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems* 6: 630-643.
- Maestre, F. T., Rodríguez, F., Bautista, S., Cortina, J. y Bellot, J. 2005. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecology* 179: 133-147.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Martens, S. N., Breshears, D. D., Meyer, C. W. y Barnes, F. J. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *Journal of Vegetation Science* 8: 655-664.
- Mateu, J. y Morell, I. (eds.). 2003. *Geoestadística y modelos matemáticos en hidrogeología*. Publicacions de la Universitat Jaume I, Servei de Comunicació i Publicacions, Castellón de Plana.
- Moral, F. J. 2003. *La Representación Gráfica de las Variables Regionalizadas. Geoestadística lineal*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Badajoz, España.

Moral, F. J. 2004. Aplicación de la geoestadística en las ciencias ambientales. *Ecosistemas*. 2004/1 (URL: http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=167&Id_Categoria=2&tipo=portada)

Nolasco, A. y Orts, R. 1991. *Introducción al análisis espacial: aplicaciones en las ciencias de la salud*. Conselleria de Sanitat i Consum, Valencia.

Perry, J. N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008-1017.

Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J. L., Miriti, M., Jakomulska, A. y Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.

Pielou, E. C. 1961. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbor relationships. *Journal of Ecology* 49: 255-269.

Rossi, J. P. 2003. Short-range structures in earthworm spatial distribution. *Pedobiologia* 47: 582-587.

Rossi, R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G. y Franz, E. H. 1992. Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314.

Samper, F. J. y Carrera, J. 1990. *Geoestadística : aplicaciones a la hidrogeología subterránea*. Centro Internacional de Métodos Numéricos en Ingeniería, Barcelona.

Silvertown, J. y Wilson, J. B. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology* 75: 409-417.

Stenger, R., Priesack, E. y Beese, F. 2002. Spatial variation of nitrate-N and related soil properties at the plot-scale. *Geoderma* 105: 259-275.

Stewart, A. J. A., John, E. A. y Hutchings, M. J. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity* (eds. Hutchings, M. J., John, E. A. y Stewart, A. J. A.), pp 1-8, Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.

Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación*. Ediciones Omega, Barcelona.

Tilman, D. y Kareiva, P. (eds) (1997) *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Torres, E., Iriondo, J. M., Escudero, A. y Pérez, C. 2003. Analysis of within-population spatial genetic structure in *Antirrhinum microphyllum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 90: 1688-1695.

Valladares, F., Peñuelas, J. y de Luis, E. 2005. Impactos sobre los ecosistemas terrestres. En *Evaluación Preliminar de los Impactos en España por Efecto del Cambio Climático* (coord. Moreno, J. M.), pp. 65-112. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Wallinga, J., Groeneveld, R. M. W. y Lotz, L. A. P. 1998. Measures that describe weed spatial patterns at different levels of resolution and their applications for patch spraying of weeds. *Weed Research* 38: 351-359.

Watt, A. S. 1947. Pattern and process in plant community. *Journal of Ecology* 12: 1-22.

Whitford, P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relation with succession and clonal growth. *Ecology* 30: 199-208.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scale in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-97.