

La escala y su importancia en el análisis espacial

D. García

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas (Ecología), Universidad de Oviedo, C/ Catedrático Rodrigo Uría s/n. E-33071, Oviedo.

La escala y su importancia en el análisis espacial. El concepto de escala subyace a cualquier cometido de análisis espacial en ecología debido a que la heterogeneidad ecológica depende de la escala. Para evaluar su importancia, necesitamos descomponer el concepto de escala en tres dimensiones: ecológica, de muestreo y analítica. Nuestra capacidad de inferencia depende en gran medida de cómo las escalas de muestreo y análisis se ajustan a la dimensión espacial real del fenómeno ecológico. Los objetivos analíticos de los ecólogos en relación a la escala son, en primer lugar, determinar el reparto de variación de los fenómenos a lo largo de las escalas espaciales y, en segundo lugar, establecer cómo la covariación entre parámetros ecológicos cambia en función de la escala espacial. Para ambos fines, podemos considerar el espacio de forma explícita, con unidades de análisis definidas exclusivamente por características espaciales como posición, extensión y distancia, o bien de forma implícita, con niveles de heterogeneidad estructural biológica que suponen una variación en las características espaciales (p. ej. microhábitats, hábitats). Un problema analítico asociado a la escala es que el número de unidades de muestreo suele reducirse conforme se amplía la escala, disminuyendo la capacidad para detectar variación y covariación significativas. Frente a este problema, el novedoso Análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Vecinos permite desglosar la varianza de un parámetro ecológico y generar valores predichos utilizables como variables respuesta en análisis de covariación, con la misma potencia analítica para distintas escalas espaciales.

Palabras clave: ACPMV, agregabilidad, escala espacial, heterogeneidad, varianza

Scale and spatial analysis. The issue of scale underpins any challenge of spatial analysis in ecology because ecological heterogeneity strongly depends on the scale. An accurate view of scale needs the discrimination between the ecological, sampling and analysis dimensions of the scale concept. Our ability to infer ecological mechanisms depends on how sampling and analysis scales fit to the real spatial dimensions of ecological phenomena. The major analytical concerns of ecologists respecting to scale are: i) the variance allocation of ecological parameters across scales, and ii) the change in covariation among variables across scales. For both concerns, we may consider space explicitly by means of analysis units exclusively defined by spatial features such as position, extent and distance, but also implicitly, by using levels of biological and structural heterogeneity that necessarily associate to differences in spatial features (e.g. microhabitats, habitats). A frequent constraint emerging in scaling approaches is the reduction of sample size towards wider scales, with the consequent decrease in our ability to detect significant variation and co-variation. The recently developed Analysis of Principal Coordinates of Neighbour Matrices overcomes this constraint, enabling to dissect the spatial variance of ecological parameters as well as to generate fitted values amenable as response variables in co-variation analyses, with homogeneous analytical power across different spatial scales.

Key words: heterogeneity, patchiness, spatial scale, PCNMA, variance

La escala espacial en Ecología

El concepto de escala espacial en Ecología se define como la dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio (Turner *et al.*, 2001). Hablamos de tasas de asimilación de CO₂ en micromoles *por metro cuadrado* y segundo, de densidades de semillas *en metros cuadrados*, de dominios vitales de individuos *en cientos de metros cuadrados*, de coberturas paisajísticas *en hectáreas* y de cambios climáticos *sobre kilómetros cuadrados*. Todos somos conscientes de que distintos elementos ecológicos ocupan extensiones diferentes y que distintos procesos tienen distintos radios de acción. No obstante, el hecho de que tanto la forma de los patrones como el funcionamiento de los procesos ecológicos dependen de la escala ha atraído cada vez más el interés de los ecólogos en los últimos 25 años (Schneider, 2001). Esta mayor atención al “problema de la escala” obedece a que un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes a distintas escalas espaciales, al estar regulado por mecanismos distintos en cada escala (Wiens, 1989; Levin, 1992). Por ejemplo, las

diferencias en mineralización del mantillo en una extensión de unos cuantos metros cuadrados estarán básicamente determinadas por el tipo de dosel (caducifolio vs. perenne) que crece sobre dicha extensión, mientras que sobre una extensión de cientos de miles de kilómetros cuadrados dependerán probablemente de las variaciones climáticas regionales. La determinación de la escala-dependencia de patrones y mecanismos se convierte, por tanto, en una cuestión esencial a la hora de explicar la relación entre los organismos y el ambiente, extrapolar el conocimiento ecológico y establecer medidas de gestión de recursos naturales ante una actividad humana capaz de modificar desde los ecosistemas locales hasta el planeta entero. En este artículo revisaré el concepto de escala y su relación con el análisis espacial en Ecología. Tras definir escala en términos analíticos, evaluaré su importancia a la hora de i) determinar el peso del espacio en la variación de los patrones y procesos ecológicos, y ii) inferir mecanismos ecológicos a través de relaciones entre respuestas de los organismos y condiciones ambientales. Finalmente, presentaré el Análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Vecinos como un método de análisis espacialmente explícito que permite desglosar la variación de parámetros ecológicos en distintas escalas y correlacionar posteriormente dicha variación a las distintas escalas con una potencia estadística similar.

La escala y el análisis espacial

La ecología espacial trata de explicar los procesos ecológicos teniendo en cuenta la distribución espacial de sus elementos (Turner *et al.*, 2001; Fortin y Dale, 2005). En cierto modo, intenta evaluar la respuesta de los organismos frente a condiciones y recursos ambientales que son heterogéneos en el espacio, condicionando en gran medida el funcionamiento de los organismos a dicha heterogeneidad espacial. Sin embargo, factores ambientales que resultan altamente heterogéneos a pequeña escala pueden aparecer como homogéneos a escalas superiores. Imaginemos, por ejemplo, cualquier sierra mediterránea compuesta por una serie de colinas de similar altitud: la humedad edáfica es muy diferente entre las dos laderas de una misma colina, solana y umbría, pero es probable que apenas encontremos diferencias cuando comparamos los valores promedio de humedad entre dos colinas sucesivas. Por tanto, el concepto de escala subyace a cualquier cometido en ecología espacial, por el simple hecho de que la mayor parte de la variabilidad ecológica es dependiente de la escala espacial.

Para evaluar la importancia de la escala en el análisis espacial de datos ecológicos necesitamos descomponer el concepto de escala en tres dimensiones (Dungan *et al.*, 2002): ecológica, de muestreo y analítica. La escala ecológica expresa, como expuse anteriormente, la dimensión real de los fenómenos ecológicos. Los ecólogos inferimos esta escala a través del muestreo y el análisis. La escala de muestreo hace referencia a la extensión del área de observación y a las características espaciales de las unidades de muestreo, por ejemplo, el área de un cuadrado de muestreo para contar plantas herbáceas en un prado, o la disposición de esos cuadrados en una retícula mayor. La escala analítica refleja las características espaciales de las unidades de muestreo en términos de análisis, por ejemplo, cómo se distribuye la varianza a lo largo de esas unidades de muestreo. Tanto la escala de muestreo como la analítica pueden definirse en términos de *grano*, la unidad mínima de resolución espacial que utilizamos en un estudio, *extensión*, la dimensión espacial máxima cubierta por el muestreo, y *espaciamento*, la dimensión de la separación espacial entre unas unidades y otras. Nuestra capacidad de inferencia depende en gran medida de cómo las escalas de muestreo y análisis se ajustan a la escala real del fenómeno ecológico. En este sentido, nuestra extensión de muestreo deberá ser lo suficientemente amplia como para albergar la máxima variabilidad del fenómeno ecológico que estudiamos, ya que una extensión reducida en relación a la escala real del fenómeno nos mostrará sólo una pequeña parte de la variación (**Fig. 1**).

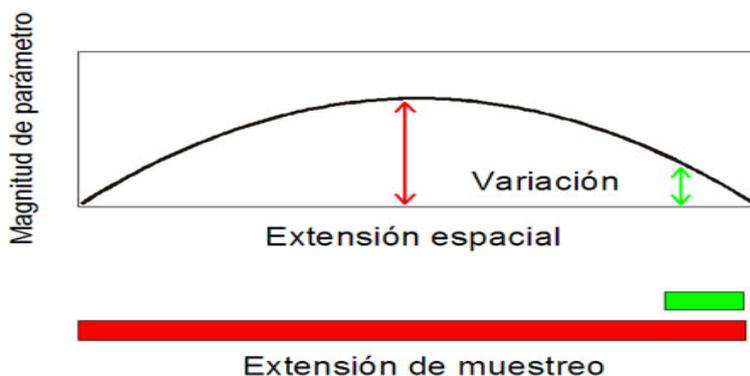


Figura 1. Representación de los valores que toma un parámetro a lo largo de una extensión espacial. Una extensión de muestreo pequeña (bloque verde) recoge un escaso rango de variabilidad del parámetro, mientras que una extensión de muestreo amplia (bloque rojo) cubre todo el rango de valores de magnitud del parámetro, representando de forma fiable los agregados espaciales reales del parámetro a estudiar.

Por otra parte, el tamaño de grano habrá de ser lo suficientemente reducido como para que las variaciones de un fenómeno a escala fina no pasen desapercibidas en un muestreo con unidades de mayor tamaño (**Fig. 2**). Sin embargo, la unidad de muestreo tiene que ser siempre mayor que el objeto ecológico unitario y suficientemente grande como para incorporar varios objetos, de forma que podamos evaluar las diferencias entre unidades en términos de varianza (**Fig. 3**).

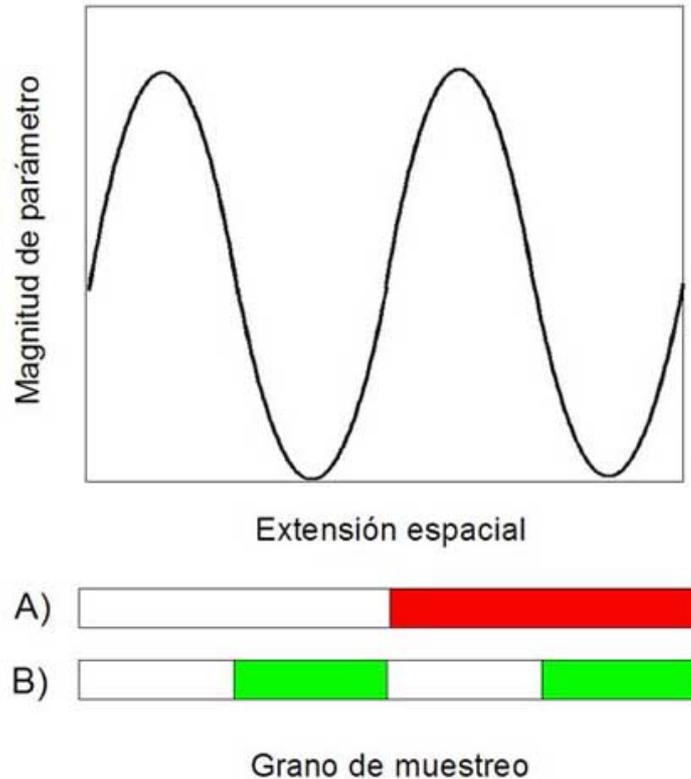


Figura 2. Representación de los valores que toma un parámetro a lo largo de una extensión espacial, mostrando agregados sucesivos de dicho parámetro. Un muestreo con unidades de tamaño de grano amplio (A) sería insensible a la variabilidad real del parámetro, y no mostraría diferencias en los valores promedio del parámetro entre unidades (rojas vs. blancas), mientras que un muestreo de grano fino (B) mostraría fuertes diferencias entre las distintas unidades de muestreo (verdes vs. blancas).

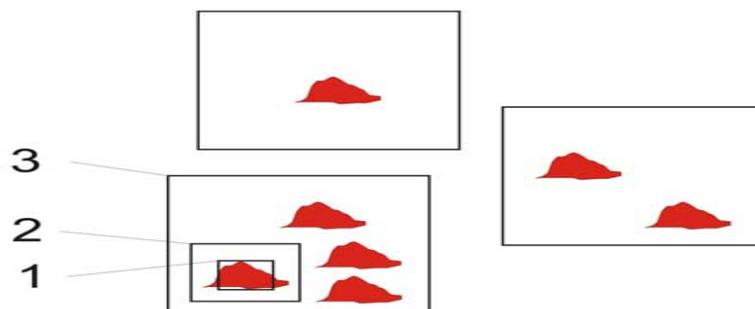


Figura 3. Esquema de la fiabilidad de unidades de muestreo de distinto tamaño de grano ($1 < 2 < 3$) para representar la variación espacial en la abundancia de un objeto ecológico (rojo). La unidad ha de ser suficientemente amplia (3) como para representar la variación en la abundancia del objeto a lo largo de la extensión de muestreo.

El reparto de variación entre escalas

La principal preocupación analítica de los ecólogos en relación a la escala es el reparto de variación de los fenómenos ecológicos a lo largo de las escalas espaciales. Estudiar la variación espacial de un fenómeno es, en cierto modo, detectar si éste se distribuye de forma aleatoria, de forma regular (sobredispersión), o bien formado agregados, con patrones de contagio y repulsión (infradispersión). Para evaluar el radio de acción de los procesos ecológicos nos interesa, en primer lugar, determinar la agregabilidad (*patchiness*) de los objetos ecológicos a distintas escalas espaciales y, en segundo lugar, tratar de relacionar esa agregabilidad con gradientes ambientales, bióticos o abióticos, establecidos por el observador y que, desde la perspectiva de la ecología espacial, están muy condicionados por la extensión y distribución espacial de las observaciones. En este último sentido, a la hora de estructurar gradientes ambientales espaciales podemos considerar el espacio de forma *explícita*, estableciendo unidades de muestreo y análisis definidas exclusivamente por características espaciales como posición, extensión y distancia. Por ejemplo, imaginemos que evaluamos la respuesta a la salinidad edáfica a lo largo de un transecto lineal de 100 m, dividido en unidades de muestreo de 10 m, y que se aleja progresivamente de una laguna salina endorreica. Por otra parte, podemos considerar unidades espaciales “naturales” que representan niveles de heterogeneidad estructural biológica y que suponen una variación *implícita* en las características espaciales. Por ejemplo, cuando consideramos distintos microhábitats incluidos dentro de distintos hábitats, tanto microhábitat como hábitat suponen gradientes ambientales a distintas escalas espaciales y, por lo tanto, su significado analítico nos ofrecerá información acerca de procesos que ocurren a distintas escalas. Independientemente de cómo estructuraremos los gradientes espaciales, nuestro interés será dilucidar cómo se reparte la variación de un determinado fenómeno a lo largo de distintas escalas (**Fig. 4**).

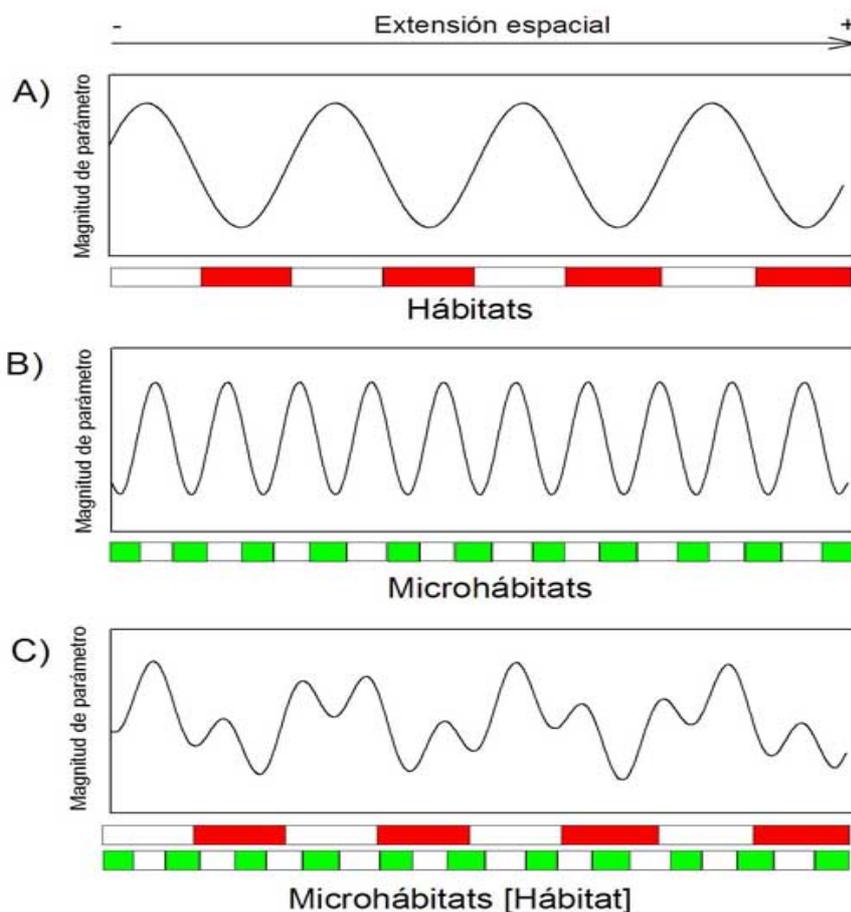


Figura 4. Representación de tres escenarios de variación de un parámetro ecológico a lo largo de una extensión espacial. La variación puede acumularse exclusivamente a gran escala, y quedar bien representada por niveles de heterogeneidad estructural amplios como “hábitat” o unidades espaciales explícitas de muestreo de gran dimensión (A), acumularse a escala fina, siendo mejor representada por “microhábitats” o unidades espaciales explícitas más pequeñas (B) o repartirse proporcionalmente entre distintos niveles de heterogeneidad o unidades explícitas, con agregados a escala amplia que incluyen en su interior agregados a escala fina (C).

La estadística espacial ofrece herramientas diversas para evaluar el grado de agregabilidad y el reparto de variabilidad de una variable ecológica a distintas escalas en marcos espacialmente explícitos (Fortin y Dale, 2005). En general, se trata de métodos que descomponen la variabilidad de un parámetro, definiendo las escalas de análisis en función de distancias entre puntos que abarcan distintas dimensiones, como ocurre en los correlogramas de I de Moran y los variogramas (Legendre y Legendre, 1998), o bien en función de distintos radios de acción donde establecer distancias a vecinos más próximos, como en el índice K de Ripley (Fortin y Dale, 2005). En cierto modo, indican la estructura espacial de una variable en función de una determinada escala. Por ejemplo, un correlograma nos indica el grado de agregabilidad en función de las distancias a las cuales se detecta autocorrelación espacial positiva (contagio) o negativa (repulsión), definiendo el tamaño y la escala de influencia de los "rodales" en los que se estructura nuestra variable de interés (Fig. 5).

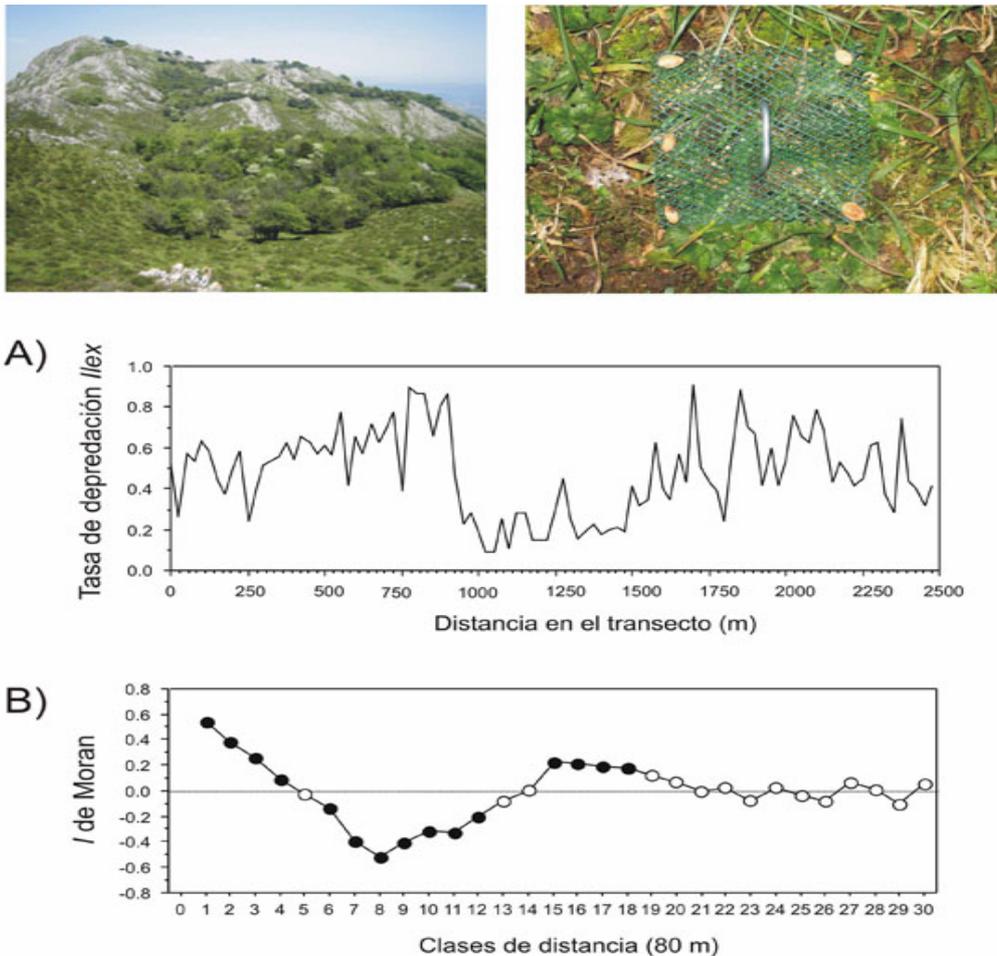


Figura 5. A) Representación de la proporción de semillas de acebo *Ilex aquifolium* depredadas por roedores (*Apodemus* spp.) a lo largo de un transecto del 2.500 m a través de una zona de bosques secundarios y pastos de montaña en la Sierra de Peña Mayor-Trigueiro (cordillera Cantábrica, Asturias, N España; foto sup. izda.). El transecto se subdividió en 100 unidades contiguas de 25 m. En enero de 2005, en cada unidad se distribuyeron homogéneamente soportes de malla plástica con semillas pegadas (foto sup. dcha.). Estos soportes fueron revisados a los 20 días, contándose el número de semillas depredadas y estimándose el promedio de tasa de depredación por unidad de transecto. **B)** Correlograma de I de Moran representando la estructura espacial de la tasa de depredación de semillas de *I. aquifolium* en el marco espacial definido por el transecto representado en la Figura 5A). El correlograma considera 30 clases de distancias entre puntos de muestreo, con cerca de 80 m de diferencia de extensión entre clases (clase 1 ~ 80 m; clase 2 ~ 160 m;...; clase 30 ~ 2500 m). Los valores de I indican la magnitud de autocorrelación espacial positiva o negativa para cada clase de distancia (en negro valores $P < 0.05$ tras corrección secuencial de Bonferroni). El correlograma muestra abundantes valores positivos y negativos significativos que se alternan a lo largo de la sucesión de distancias, interpretándose como dos grandes agregados de tamaño parecido (radio de acción equivalente a unos 350 m, ó 4 clases de distancias positivas significativas), separados entre sí por un valle de unos 500 m de radio (7 clases de distancias negativas significativas; para interpretación de correlogramas ver Legendre y Legendre, 1998). Al comparar con la figura superior, se interpreta que el correlograma está recogiendo fundamentalmente la variación en la tasa de depredación a gran escala, que originaría dos grandes rodales de alta depredación (entre 0 y 900 m, y entre 1600 y 2500 m en Figura 5A) separados por una amplia zona central donde la depredación es baja. Los rodales parecen coincidir con áreas de mayor cobertura paisajística de bosque maduro mientras que la zona central aparece mucho más fragmentada.

La herramienta habitual para evaluar el reparto de variación entre escalas en un diseño con niveles de heterogeneidad estructural es el Análisis de Varianza, con factores que representan las distintas escalas y con las escalas inferiores anidadas jerárquicamente en las superiores. Por ejemplo, en un estudio sobre los procesos de reclutamiento de plántulas de tres especies leñosas ornitócoras en bosques secundarios de la cordillera Cantábrica (García *et al.*, 2005; **Fig. 6A**), evaluamos la variación en la lluvia de semillas producida por aves dispersantes, la depredación post-dispersiva de semillas por roedores y la emergencia de plántulas, considerando cuatro hábitats o localidades, cinco microhábitats determinados por la presencia/ausencia de doseles arbóreos de las especies focales, y un conjunto de microsítios donde extendimos las unidades de muestreo. El reparto de variación nos indica la escala espacial más relevante para cada proceso ecológico y nos da pistas sobre sus mecanismos (**Fig. 6B**). Así, en todas las especies estudiadas, la variación de la lluvia de semillas estaba más determinada por la presencia de las plantas productoras de frutos carnosos, donde las aves dispersantes comen y reposan, que por las diferencias fisionómicas y topográficas entre localidades, y las diferencias microtopográficas y estructurales entre distintos microsítios. Dicho de otro modo, los factores que más agregabilidad generan en la lluvia de semillas son aquellos representados por la estructura del microhábitat. Sin embargo, la emergencia de plántulas de todas las especies no dependía tanto del microhábitat como del hábitat y del microsítio. Esto es probablemente debido a que los procesos de pérdida de semillas tras la dispersión, como la depredación o la germinación, están más influidos por factores macroecológicos (p. ej. diferencias en los tamaños de población de roedores entre localidades) y microecológicos (p. ej. compactación del suelo).

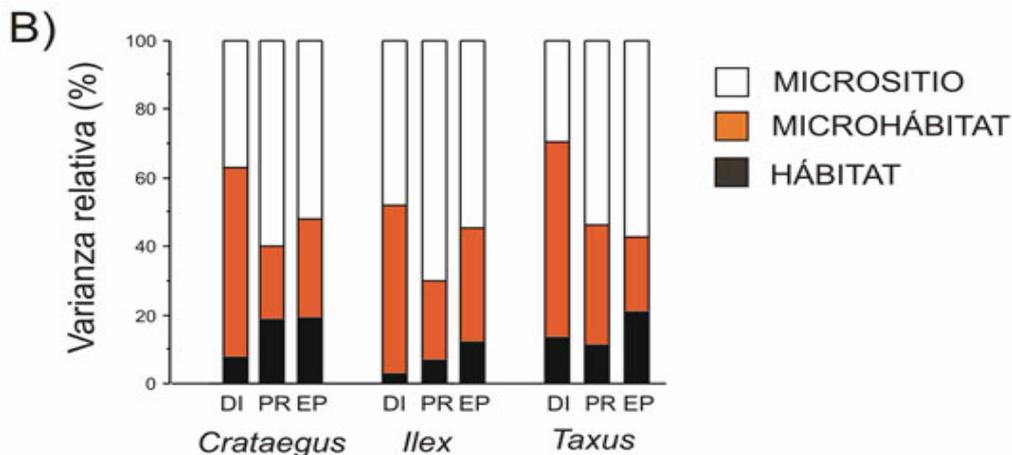
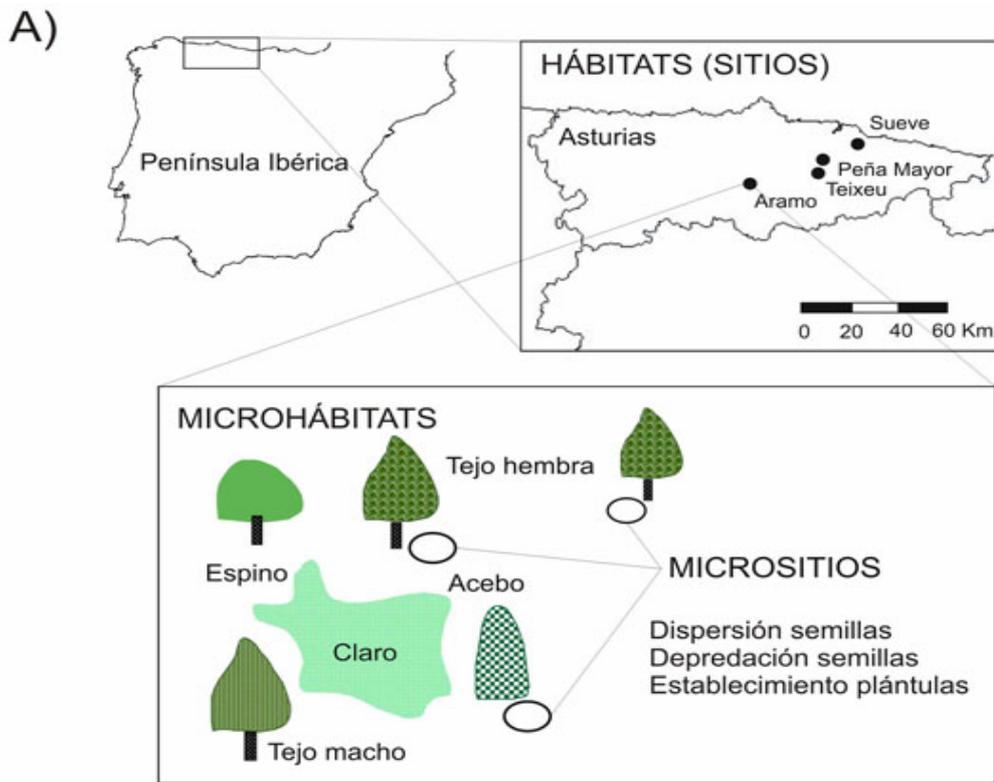


Figura 6. A) Representación del marco espacial de escalas múltiples (hábitat, microhábitat, micrositio) donde se analiza la abundancia de semillas dispersadas por aves (*Turdus* spp., DI), la proporción de semillas depredadas por roedores (*Apodemus* spp., PR) y la abundancia de plántulas emergidas de primer año (EP) de tres especies leñosas ornitócoras (*Crataegus monogyna*, *Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*) en bosques secundarios de la cordillera Cantábrica (N España, para metodología ver García et al., 2005). **B)** Representación del porcentaje de variación atribuido a cada una de las escalas para cada variable demográfica en cada especie, mediante modelos lineales generalizados que consideran, como factores categóricos, el hábitat y el microhábitat[hábitat], atribuyéndose la variación del error a la categoría más fina de micrositio, que representa la extensión de la unidad de muestreo.

Covariación entre variables a distintas escalas

En los anteriores apartados hemos visto que definir y representar la estructura espacial de objetos y procesos ecológicos, contrastando los parámetros que los miden frente a una variable continua o categórica que representa el espacio, nos ayuda a comprender sus mecanismos. No obstante, en muchos casos lo que nos interesa es definir el grado de ajuste entre un objeto ecológico y el proceso que presumiblemente lo explica, mediante un estudio de covariación a distintas escalas espaciales. Éste es el planteamiento que subyace a preguntas del tipo ¿depende la tasa de germinación de las semillas de una especie dada del nivel de humedad edáfica? ¿Cambia esta relación al ampliar la escala espacial?

Los estadísticos espaciales explícitos antes mencionados permiten evaluar la covariación entre dos variables a distintas escalas, verificando si la agregabilidad de una variable es comparable a la de la otra. Por ejemplo, un “correlograma cruzado” entre dos variables identificaría las distancias (escalas) a las cuales coinciden niveles altos de autocorrelación positiva o negativa en dichas variables (Legendre y Legendre, 1998). De forma similar, el índice *K* de Ripley para muestras bivariantes indicaría, para distintos radios de acción, el grado de agregación o segregación de una variable con respecto a la otra (Fortin y Dale, 2005).

Cuando analizamos la variación espacial mediante niveles de heterogeneidad estructural, podremos establecer un análisis de covariación independiente para cada escala, de forma que el escalamiento suponga un cambio de grano y extensión. Veámoslo, por ejemplo, analizando si la intensidad de interacción del enebro (*Juniperus communis*) con las aves frugívoras dispersantes de semillas (mirlo capiblanco *Turdus torquatus*) en las Sierras Béticas se relaciona con la cantidad de frutos producidos por las plantas, a distintas escalas espaciales (García y Ortiz-Pulido, 2004). Para ello, muestreamos el tamaño de cosecha y la interacción con los mirlos en 30 plantas individuales de 14 localidades a lo largo de Sierra Nevada, Sierra de Baza y Sierra de Cazorla. En primer lugar, evaluamos si la frecuencia de visita de los frugívoros a cada planta individual se relacionaba con su abundancia de frutos para distintas plantas (grano) dentro de la misma localidad (extensión). En segundo lugar, evaluamos si los dispersantes “rastreaban” la abundancia de frutos a escala de paisaje, considerando las distintas localidades (grano) dentro de la región (extensión). Para hacer una correcta transformación de las unidades de muestreo, consideramos la cobertura de las plantas productoras de frutos en cada localidad, además de la abundancia promedio de frutos por planta. Encontramos que las aves respondían poco a la variación en la abundancia de frutos dentro de cada localidad y que, en la mayoría de los sitios, la interacción que sufría una planta era independiente de su tamaño de cosecha (**Fig. 7A**). Sin embargo, al escalar de localidad a región, apareció un fuerte ajuste entre abundancia de frutos y magnitud de interacción (**Fig. 7B**). El cambio de escala supuso un cambio importante en la significación de la covariación, es decir, un cambio en la aparición del patrón ecológico de ajuste entre plantas y frugívoros. Esta discordancia entre escalas nos permite definir mejor el mecanismo ecológico subyacente: las aves responden más a las variaciones en abundancia de frutos a escala de paisaje que a escala local, mostrando una jerarquía de rastreo de recursos escala-dependiente.

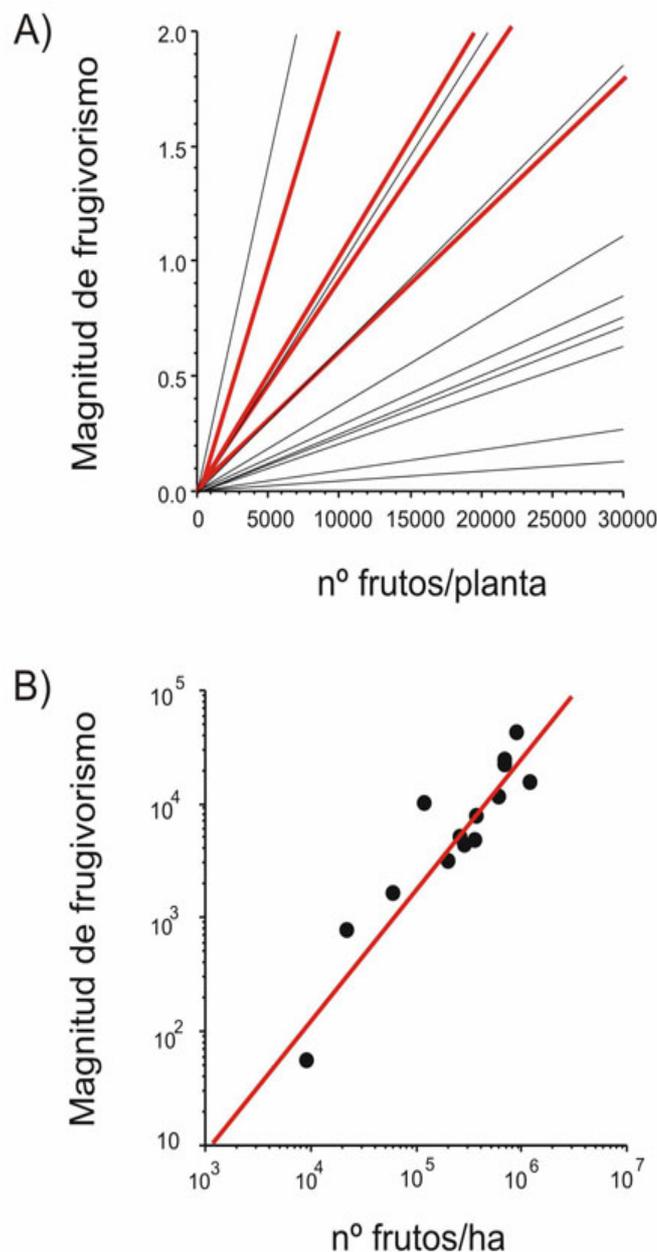


Figura 7. Representación de la relación entre la abundancia de frutos de *Juniperus communis* y la magnitud de interacción de plantas individuales con las aves frugívoras dispersantes (*Turdus torquatus*) en las Sierras Béticas (S España), considerando distintas escalas espaciales (para metodología ver García y Ortiz-Pulido, 2004). En **A)** se representa la magnitud de frugivoría en distintas plantas respecto al tamaño de cosecha de cada planta, para distintas localidades (cada línea representa el ajuste de regresión de cada localidad, indicándose en rojo cuando el ajuste es $P < 0.05$). En **B)** se representa la magnitud de frugivoría y la abundancia de frutos a escala local, así como el ajuste de regresión lineal entre ambas variables ($P < 0.001$). Cada punto representa una localidad y se calcula en función de los valores promedio de frugivoría y tamaño de cosecha y de la cobertura de las plantas productoras de fruto de cada localidad.

El problema de la potencia estadística

A la hora de establecer el reparto de variación entre escalas y la covariación a distintas escalas hemos de tener en cuenta que el número de unidades de muestreo influirá en nuestra capacidad para detectar una variación significativa a una escala determinada. Deberíamos, por tanto, asegurarnos de que todas las escalas que podemos establecer en un estudio se analicen con tamaños de muestra similares. Esto es difícil de conseguir, puesto que la extensión espacial de nuestros muestreos siempre es limitada y cuanto más aproximamos la dimensión del grano de muestreo a la extensión total de estudio menos muestras diferentes podemos establecer para estimar la variación. Esto ocurre tanto en los descriptores espaciales explícitos como en los análisis basados en niveles de heterogeneidad estructural. Por ejemplo, en el correlograma

de la tasa de depredación de semillas del acebo (*Ilex aquifolium*; **Fig. 5**), el número de pares de distancias utilizado para la estima de autocorrelación se reduce de 294 a 156 y a 10, en las respectivas clases 1, 15 y 30, con lo cual la estima es progresivamente menos fiable. De forma parecida, en el análisis de ajuste entre magnitud de frugivorismo y abundancia de frutos de *J. communis*, el tamaño de muestra por localidad era cercano a 30 mientras que a escala regional sólo se muestrearon 14 localidades. En términos analíticos, la reducción del tamaño de muestreo con la escala aumentaría la probabilidad de cometer error de tipo II, al dejar de detectarse estadísticamente efectos que realmente son significativos. Por tanto, la inferencia que hacemos a partir de los datos a las escalas superiores estará siempre condicionada por estas limitaciones.

El ACPMV: reparto de variación y correlación a múltiples escalas con el mismo poder estadístico

El recientemente desarrollado Análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Vecinos (ACPMV; Borcard y Legendre, 2002; Borcard *et al.*, 2004) ofrece una novedosa herramienta metodológica para diseccionar la estructura espacial de los procesos ecológicos a distintas escalas espaciales. Permite generar modelos espacialmente explícitos que desglosan, con una potencia equivalente, la varianza de un parámetro ecológico dado a lo largo de un gradiente de escalas. Además, estos modelos pueden generar valores predichos utilizables, en análisis multivariantes, como variables respuesta que representan la variación de dicho parámetro a distintas escalas espaciales. Ilustraré el uso del ACPMV para volver a tratar la cuestión de la escala a la que se produce el ajuste entre abundancia de frutos carnosos y aves frugívoras. Trabajaré de nuevo en el marco espacial del transecto a lo largo de las acebedas cantábricas (**Figs. 5 y 6**) en el que cuantifiqué, en otoño de 2004, la abundancia de frutos carnosos (fundamentalmente *I. aquifolium*, *Crataegus monogyna*, *Taxus baccata* y *Sorbus* spp.) y de zorzales frugívoros dispersantes (*Turdus* spp.).

El ACPMV comienza por generar un conjunto de vectores de coordenadas principales a partir de la descomposición espectral de las relaciones espaciales entre todos los puntos de muestreo, a modo de las series de senos y cosenos usados en el análisis de Fourier. Estos vectores de coordenadas principales actúan como plantillas de variación que, con un número de unidades similar a nuestro transecto, y reduciendo progresivamente su longitud de onda, son capaces de cubrir todas las estructuras espaciales posibles en el gradiente de escalas establecido por la extensión de muestreo (**Fig. 8A**). En este caso, un transecto unidimensional de 100 unidades de muestreo equidistantes, el ACPMV genera 67 vectores, que enfrentamos a nuestra variable respuesta (abundancia de aves frugívoras) en un modelo de regresión múltiple. El modelo global de regresión múltiple nos indica qué plantillas espaciales (vectores) son capaces de "recoger" variación en nuestra variable respuesta (aquellos con un coeficiente de regresión parcial significativo a $P < 0.05$) y qué porcentaje de varianza espacial es explicado por estas plantillas (**Fig. 8B**). Concretamente, el modelo arroja 17 vectores significativos (denominados en lo sucesivo como CPMV), que por sí solos explican un 67% de la varianza espacial en la abundancia de aves. Para simplificar el desglose de varianza, esos 17 CPMV se reparten arbitrariamente en tres escalas (macroescala, con 9 vectores comprendidos entre CPMV1 y CPMV9; mesoescala, con 7 vectores entre CPMV10 a CPMV16; y microescala, con 1 vector entre CPMV17 a CPMV17), generándose después un submodelo de regresión para cada escala (**Fig. 8B**). A partir de cada submodelo se pueden calcular valores predichos de la variable respuesta, que representarán la variación de dicha variable a las distintas escalas. En nuestro caso de estudio, vemos que la mayor parte de la varianza espacial es asumida por el submodelo a macroescala, seguido del submodelo a mesoescala (**Fig. 8C**). Finalmente, los valores predichos nos servirán para evaluar la covariación entre nuestra variable respuesta y una o varias variables predictoras, a distintas escalas espaciales y con el mismo poder estadístico. Al relacionar la abundancia predicha de aves a las tres escalas consideradas con la abundancia de frutos, vemos cómo el ajuste entre aves y frutos es fuerte a escala amplia, pero va perdiendo fuerza conforme vamos disminuyendo la escala espacial (**Fig. 8D**). También en este sistema de la cordillera Cantábrica, las aves parecen rastrear la abundancia de frutos a escala de paisaje, distinguiendo bien entre grandes fragmentos de bosque en función de la abundancia de árboles productores de fruto carnoso y, dentro de esos fragmentos, distinguiendo entre sectores o rodales de árboles con frutos. Sin embargo, la abundancia de aves frugívoras es poco predecible en función de la abundancia de frutos a escala fina, como la determinada por los tamaños de cosecha de las plantas individuales.

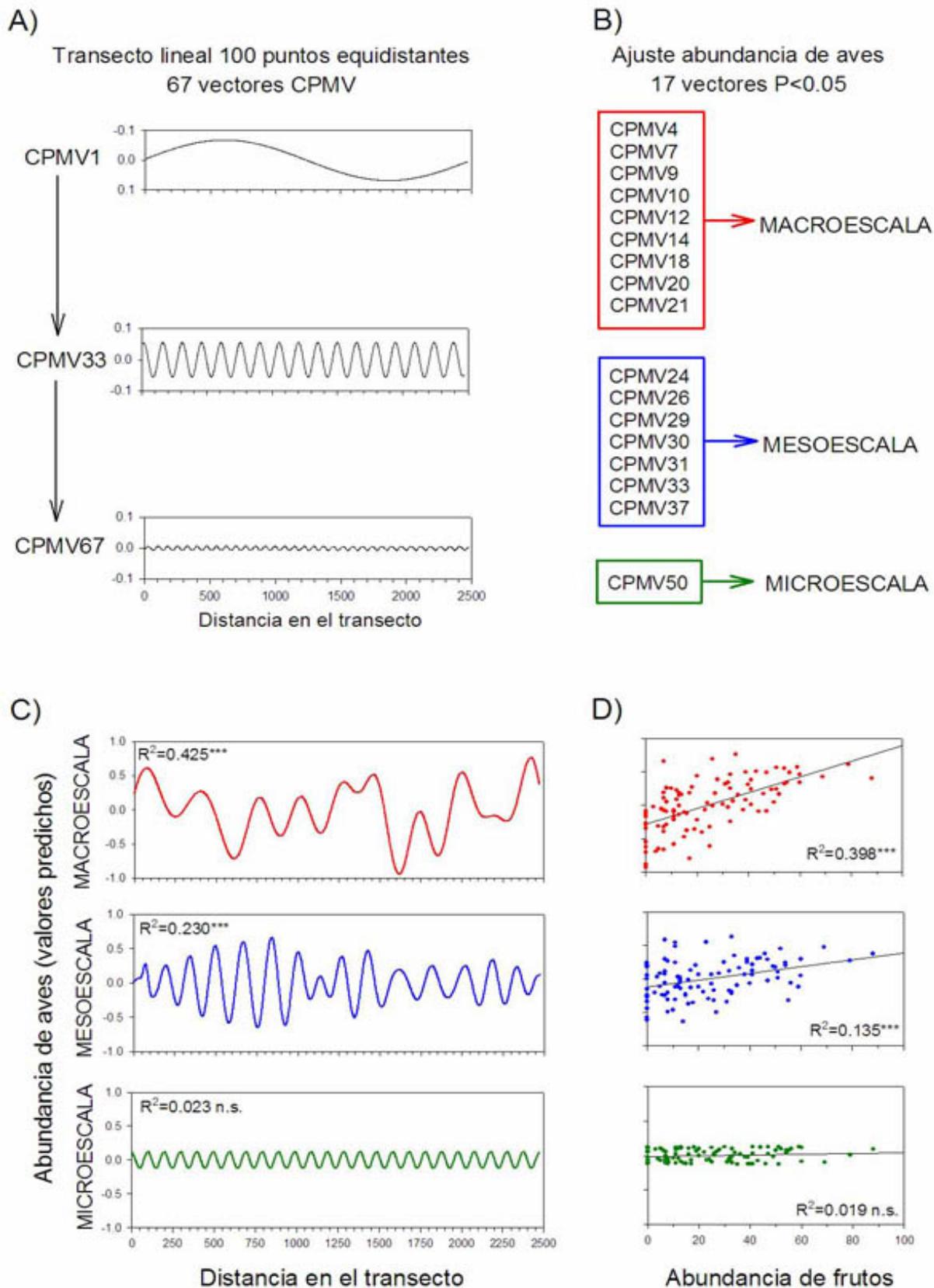


Figura 8. Resumen de Análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Vecinos (ACPMV) evaluando el desglose de varianza espacial de la abundancia de aves frugívoras dispersantes y su relación con la abundancia de frutos carnosos de distintas especies leñosas, a distintas escalas, en bosques secundarios montaños de la cordillera Cantábrica, a partir del transecto de Peña Mayor-Trigueiro (ver descripción del sistema de estudio en pies de Figura 5 y 6). Tanto la abundancia de aves (*Turdus* spp.) como la de frutos carnosos se cuantificaron en 100 unidades de muestreo de muestreo contiguas de 25 m a lo largo del transecto de 2.500 m, en otoño-invierno de 2004-2005. En **A)** se representan tres vectores de CPMV distintos, dentro de los 67 generados a lo largo del gradiente de escalas abarcado por la extensión de

muestreo, como ejemplo de plantillas potenciales de variación espacial. En **B)** se indican los vectores que muestran un ajuste significativo, tras regresión múltiple, con la abundancia de aves, agrupados en submodelos espaciales para tres escalas progresivamente más finas. En **C)** se representan los valores de abundancia de aves predichos por cada uno de los submodelos espaciales, indicándose el coeficiente de determinación (equivalente a la proporción de varianza espacial explicada) y el grado de significación del ajuste de regresión de cada submodelo (n.s.: $P > 0.05$, ***: $P < 0.001$). En **D)** se representa el ajuste de regresión de los valores predichos de abundancia de aves de cada submodelo espacial frente a la abundancia de frutos indicándose el coeficiente de determinación y el grado de significación (n.s.: $P > 0.05$, ***: $P < 0.001$). Cada punto representa una unidad de muestreo en el transecto.

Consideraciones finales

La escala es un concepto subyacente a cualquier cometido del análisis espacial de datos ecológicos, por su papel como almacén sobre el que compartimentar la variación de los fenómenos ecológicos. Habitualmente, la varianza ecológica se reparte de forma desigual, y los fenómenos pasan de homogéneos a heterogéneos y viceversa a lo largo de los rangos de escalas de observación. Nuestra capacidad de inferencia analítica probablemente depende de la detección de esos sectores de heterogeneidad, donde la varianza es suficientemente grande como para ser diferenciada en unidades espaciales o estructurales y, por otra parte, correlacionada con gradientes ambientales. Así, el ajuste y la significación de los modelos analíticos cambia a lo largo del gradiente de escalas, determinando la aparición y desaparición de “dominios de escala” (*sensu* Wiens, 1989) o sectores del gradiente donde un proceso ecológico mantiene su funcionamiento (véase, por ejemplo, el caso del ajuste entre abundancia de frutos y aves frugívoras, donde la relación va perdiendo fuerza al reducir la escala, en paralelo a la pérdida de poder explicativo de los submodelos espaciales, **Fig. 8D**). Los ecólogos disponemos cada vez de más herramientas conceptuales y tecnológicas para determinar la escala-dependencia y la extensión de los dominios de escala espacial de los procesos ambientales. La utilidad de estos estudios para la gestión de los recursos naturales y la conservación de la biodiversidad es innegable. El gran reto conceptual que nos queda por delante es, a mi modo de ver, determinar cómo los fenómenos que ocurren a una escala pueden depender de los mecanismos que actúan a otras. En otras palabras, dilucidar cómo los patrones a gran escala se generan por la simple acumulación de procesos a pequeña escala, y cómo los patrones a pequeña escala están condicionados por procesos macroecológicos.

Agradecimientos

Agradezco a Dani Rodríguez, Susana García y Alicia Valdés su entusiasta ayuda en los muestreos del transecto de Peña Mayor, a Fernando T. Maestre su invitación para participar en este monográfico y su labor editorial, y a José Manuel Herrera sus comentarios sobre una versión preliminar. Este trabajo se ha financiado con los proyectos CGL2004-2936/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia) y BIOCON03-162 (Fundación BBVA).

Referencias

- Borcard, D. y Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-68.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. y Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826-1832.
- Dungan, J.L., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.-J., Jakomulska, A., Miriti, M. y Rosenberg, M.S. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25: 626-640.
- Fortin, M.-J. y Dale, M.R.T. 2005. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- García, D. y Ortiz-Pulido, R. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales – two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27:187-196.
- García, D., Obeso, J.R. y Martínez, I. 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: does the scale matter? *Journal of Ecology* 93: 693-704.
- Legendre, P. y Legendre, L. *Numerical ecology*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1976.

Schneider, D.C. 2001. The rise of the concept of scale in ecology. *BioScience* 51: 545-553.

Turner, M., Gardner, R.H. y O'Neill, R.V. 2001. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlag, New York.

Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.