

Análisis del patrón espacial de la vegetación en un espartal semiárido (Alicante, SE España) utilizando distintos métodos de análisis espacial y mallas de muestreo. I. Patrones individuales

Spatial pattern analysis of perennial vegetation in a semi-arid steppe (Alicante, SE Spain) using several methods of analysis and sampling grids. I. Individual patterns

Fernando T. Maestre^{1*}, Francisco Rodríguez², Susana Bautista^{1,3} y Jordi Cortina¹

1. Departamento de Ecología. Universidad de Alicante. Apartado de Correos 99, 03080 Alicante. 2. Departamento de Análisis Matemático y Matemática Aplicada. Universidad de Alicante. 3. Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo. C/ Charles Darwin, 14, 46980 Paterna. *E-mail: FT.Maestre@ua.es

PALABRAS CLAVE: Alicante, Análisis espacial, España, Geoestadística, SADIE, Semirárido, *Stipa tenacissima*.

KEY WORDS: Alicante, SADIE, Geostatistics, Semi-arid steppe, Spain, Spatial analysis, *Stipa tenacissima*.

RESUMEN

Se analiza en el presente artículo el patrón espacial de los principales componentes perennes de un espartal semiárido (*Stipa tenacissima*, *Globularia alypum*, *Brachypodium retusum*, *Anthyllis cytisoides* y los caméfitos) con varias mallas de muestreo (5 × 5 m, 2.5 × 2.5 m y 1.25 × 1.25 m) y dos técnicas poco utilizadas para el estudio de la vegetación: análisis geoestadístico con semivariogramas y análisis espacial basado en índices de distancia (SADIE). El análisis SADIE refleja la estructura en mosaico de la vegetación, identificando la agrupación significativa de la cobertura de todas las especies a pequeña escala, que se manifiesta en las mallas de mayor resolución. SADIE distingue además entre *S. tenacissima*, *A. cytisoides* y *G. alypum*, que presentaron otros niveles de agregación apreciables a menor resolución, y *B. retusum* y caméfitos, que muestran una distribución aleatoria, no estructurada, cuando se emplean unidades de muestreo de 5 × 5 m. El análisis geoestadístico capta una mayor riqueza de matices en la estructura espacial de las especies evaluadas. Así, detecta un componente periódico en la distribución de *S. tenacissima* y mide una segunda escala de autocorrelación para *A. cytisoides* y *G. alypum*. Los resultados obtenidos para *S. tenacissima* indicaron la presencia de un patrón regular en la distribución de esta especie, que maximiza su capacidad para captar agua y sedimentos procedentes de los flujos de escorrentía. Los dos métodos empleados permiten caracterizar satisfactoriamente el patrón de la vegetación en zonas semiáridas de cobertura discontinua.

ABSTRACT

We analyzed the spatial patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe (*Stipa tenacissima*, *Globularia alypum*, *Brachypodium retusum*, *Anthyllis cytisoides* and camephytic shrubs), by using three sampling grids (5 m × 5 m, 2.5 m × 2.5 m, and 1.25 m × 1.25 m) and two methods scarcely employed for the spatial analysis of vegetation: geostatistics and "Spatial Analysis by Distance IndicEs" (SADIE). SADIE showed clumped patterns for all species at the highest resolution level. It distinguished between *S. tenacissima*, *A. cytisoides* and *G. alypum*, which showed a significant clumped pattern with all the sampling grids, and *B. retusum* and camephytic shrubs, which showed a random pattern with the 5 m × 5 m grid. Geostatistics revealed a periodic component in the spatial pattern of *S. tenacissima*, and a second autocorrelation scale in *G. alypum*, and *A. cytisoides*. Our results suggest the presence of a regular distribution in *S. tenacissima* that maximizes its ability to catch water and sediments from runoff fluxes. The two methods employed here can characterize satisfactorily the spatial pattern of semi-arid patchy vegetation.

1. INTRODUCCIÓN

El establecimiento de los factores que condicionan la distribución de las plantas ha sido una de las principales preocupaciones

de los ecólogos vegetales durante las últimas décadas (TERRADAS, 2001). El análisis de la distribución espacial de las plantas no permite determinar por sí mismo qué proceso está originando la distribución en el espacio de

una especie o comunidad, pero puede proporcionar información valiosa relativa a los posibles factores causales y contribuir a generar hipótesis sobre su génesis (SHIPLEY & KEDDY, 1987).

Durante las últimas décadas se han desarrollado numerosas técnicas para describir cuantitativamente el patrón espacial de especies y comunidades vegetales. Junto a la utilización de un método analítico apropiado, un aspecto de vital importancia a la hora de estudiar el patrón espacial de la vegetación es la escala de observación (WIENS, 1989). La detección e interpretación de los patrones espaciales que se observan en la realidad se encuentran fuertemente influidos por ella (LEVIN, 1992), por lo que el uso de una escala que permita evaluar correctamente el fenómeno objeto de estudio es un aspecto fundamental (COOPER *et al.*, 1998). Cuando ésta no se conoce de antemano, y no se dispone de un conocimiento detallado sobre las características morfológicas y ecológicas de la especie o comunidad de interés, la utilización de varias escalas de observación es una estrategia frecuentemente recomendada a la hora de caracterizar el patrón espacial de la vegetación (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998).

Las formaciones de *Stipa tenacissima* L. (espartales) constituyen una de las formaciones más representativas e importantes de las zonas semiáridas mediterráneas (LE HOUÉROU, 2001). En estos ecosistemas, el patrón espacial de *S. tenacissima* influye de manera notable en su funcionamiento y dinámica al controlar los flujos de escorrentía e infiltración (PUIGDEFÁBREGAS & SÁNCHEZ, 1996; MAESTRE *et al.*, 2002). A pesar de ello, el análisis espacial de la vegetación en los espartales ha sido abordado en pocos estudios (PUIGDEFÁBREGAS & SÁNCHEZ, 1996; MAESTRE & CORTINA, 2002; GARCÍA-FAYOS & GASQUE, 2002). El principal objetivo de este trabajo es analizar el patrón espacial de las principales especies perennes presentes en un espartal utilizando tres mallas de muestreo y dos técnicas de análisis espacial que han sido escasamente ensayadas para el estudio de la vegetación: análisis geoestadístico (WEBSTER & OLIVER, 1990) y análisis espacial basado en índices de distancia (SADIE, PERRY *et al.*, 1999). Los efectos de la escala muestral en los resultados y la idoneidad de las técnicas de análisis espacial utilizadas se discuten en el segundo artículo de esta serie.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en una parcela experimental de 50 × 50 m localizada cerca de Aigües de Busot, en la provincia de Alicante (38° 31' N, 0° 21' W; 460 m de altitud, 12° de pendiente con orientación SE). El clima es termomediterráneo semiárido, con una precipitación media anual de 388 mm y una temperatura media anual de 16 °C para el período 1960-1990 (PÉREZ CUEVA, 1994). La vegetación consiste en un espartal perteneciente a la asociación *Lapiedro Martinezii-Stipetum tenacissimae* Rivas Martínez & Alcaraz y tiene una cobertura del 45%. *Stipa tenacissima* se encuentra acompañada en estos lugares por distintas especies arbustivas y herbáceas, entre las que se encuentran *Brachypodium retusum* Pers. (Beauv.) *Rhamnus lycioides* L. subsp. *lycioides*, *Globularia alypum* L., *Anthyllis cytisoides* L., *Coronilla minima* L. subsp. *lotoides*.

2.2. Adquisición de datos

Se utilizó como información básica un mapa digital de la vegetación obtenido durante la primavera de 1999 (Fig. 1). La parcela de 50 × 50 m se dividió en cuadrados encajados de 5 y 1 m de lado. Dentro de cada cuadrado de 1 × 1 m se cartografiaron los doseles de todas las especies perennes presentes. Con el fin de evitar un excesivo número de clases, los caméfitos fueron agrupados en una sola clase. Los mapas tomados en el campo se digitalizaron utilizando el software Adobe Photoshop 5.0 (Adobe Systems Inc., San José, USA), importándose posteriormente a un sistema de información geográfica (SIG), el programa Idrisi para Windows 2.0 (EASTMAN, 1997). Del total de especies presentes en la parcela se utilizaron en este artículo *S. tenacissima*, *G. alypum*, *B. retusum*, *A. cytisoides* y los caméfitos, que en conjunto constituyen más del 90% del total de cobertura vegetal. Para evaluar el efecto que el tamaño de la unidad de muestreo ("grain" *sensu* WIENS 1989) tiene en los resultados del análisis, se subdividió el mapa original mediante el SIG en cuadrados de 5 × 5, 2.5 × 2.5 y 1.25 × 1.25 m, dando lugar a

una malla regular con 100, 400 y 1600 puntos de muestreo respectivamente. Para cada unidad de muestreo se calculó con el SIG la cobertura de las distintas especies, dividiendo

(SPSS inc., Chicago, IL, USA). Los datos no se categorizaron ni transformaron previamente al análisis geoestadístico.

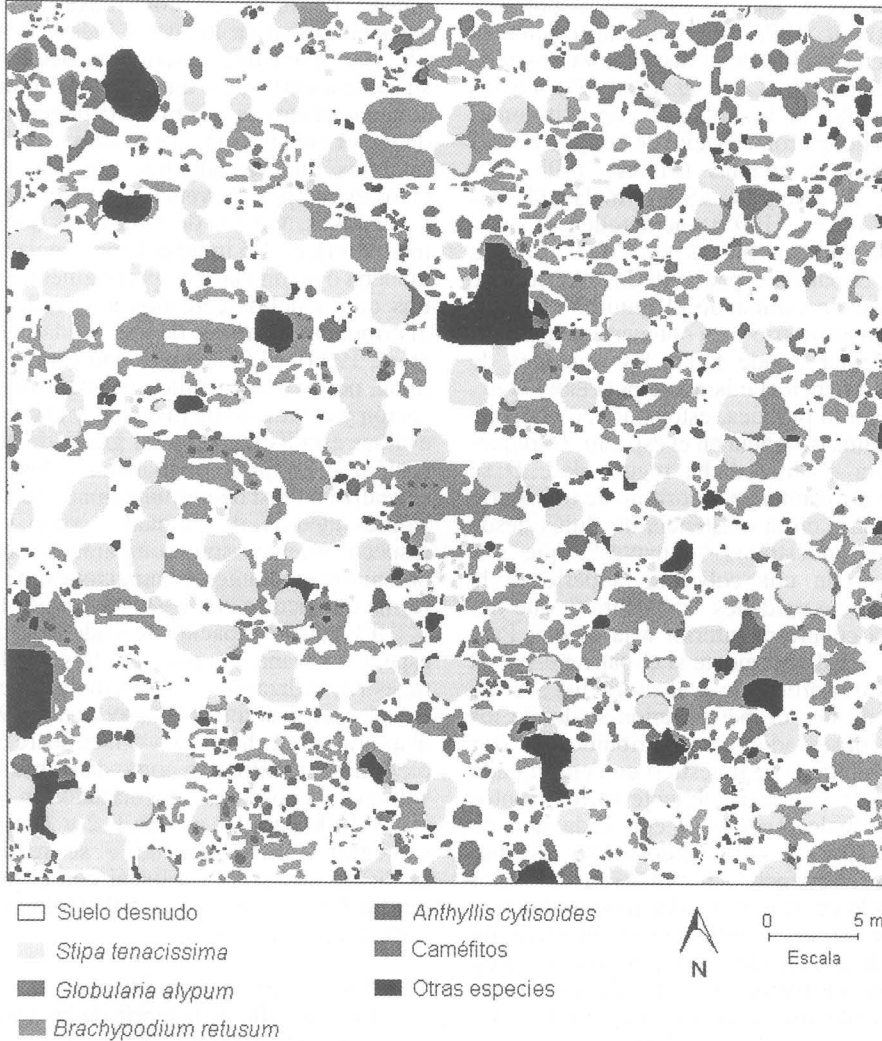


Fig. 1.—Mapa de la vegetación en una parcela de 50 × 50 m utilizado para la adquisición de datos, realizado durante la primavera de 1999.

—Vegetation map of a 50 m × 50 m plot used for data acquisition, which was performed during the spring 1999.

do la superficie ocupada por cada una de ellas por la superficie total del cuadrado. Previamente al análisis SADIE, los datos fueron categorizados en 10 categorías (deciles) utilizando el programa SPSS 9.0 para Windows

2.3. Análisis estadístico

2.3.1. Análisis SADIE

SADIE es una herramienta de análisis espacial inicialmente concebida para el aná-

lisis 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 buena parte de las técnicas de análisis espacial disponibles (PERRY *et al.*, 1998). Junto a su utilización en la caracterización de la distribución espacial de insectos (HOLLAND *et al.*, 1999), en los últimos años se ha aplicado con éxito en el análisis del patrón espacial de hongos y virus patógenos de plantas (PERRY, 1998; TURECHEK & MADDEN, 1999), malas hierbas (PERRY *et al.*, 1995), nematodos (PERRY, 1998) y líquenes (MAESTRE, 2003). SADIE calcula el patrón espacial de la cobertura de cada especie estimando el mínimo esfuerzo que sería necesario para obtener una distribución regular donde todas las unidades de muestreo tienen el mismo valor (PERRY *et al.*, 1999). En la práctica, este esfuerzo equivale a la mínima distancia en el espacio, D , requerida para obtener dicha regularidad. D se obtiene utilizando un algoritmo de transporte que se basa en la existencia de flujos desde unidades muestrales “donantes”, que son aquellas con una cobertura superior a la media, hacia unidades “receptoras”, que tienen una cobertura inferior a la media. Para evaluar estadísticamente si el patrón espacial de los datos difiere de la aleatoriedad SADIE realiza un test de permutaciones, donde los valores observados son distribuidos al azar entre los puntos de muestreo un determinado número de veces, usualmente varios cientos o miles, calculándose D con cada uno de estos cambios y obteniendo así su distribución de frecuencias. La división del valor observado de D por el valor medio obtenido a partir de las permutaciones produce un índice de agregación, I_a , que es utilizado para describir el patrón espacial de los datos. Usualmente, los datos muestran una distribución agregada si $I_a > 1$, aleatoria si $I_a = 1$ y regular si $I_a < 1$ (PERRY *et al.*, 1999). Para establecer la significación estadística de D , se calcula la proporción de valores obtenidos en las permutaciones que son iguales o mayores que el valor observado (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998).

I_a no proporciona evidencia de si un punto de muestreo concreto que tiene un valor de cobertura elevado o bajo forma parte, respectivamente, de una mancha

(“patch”, zona con cobertura superior a la media) o de un claro (“gap”, zona con cobertura inferior a la media), o si se distribuye al azar (PERRY *et al.*, 1999). Esta información se obtiene mediante el índice de agrupación (v), que cuantifica el grado en el que cada unidad de muestreo contribuye al patrón espacial global de los datos (véase PERRY *et al.*, 1999 para una descripción detallada de su obtención). Las unidades de muestreo situadas dentro de una mancha tienen valores de v (por convención v_i) elevados y positivos, mientras que en aquellas ubicadas en un claro éstos (por convención v_j) son elevados y negativos. Valores de v mayores que 1.5 o menores que -1.5 indican la presencia de una mancha o de un claro respectivamente, mientras que aquellos cercanos a 1 indican una distribución aleatoria de esa unidad (PERRY *et al.*, 1999). El índice v es una variable continua, por lo que permite visualizar la localización y el tamaño de manchas y claros. Para evaluar estadísticamente el grado de significación del conjunto de manchas y los claros, se realiza un test de permutaciones donde sus valores medios, denominados como V_i y V_j respectivamente, son comparados con los obtenidos mediante permutaciones, de igual forma que ocurre con I_a (PERRY *et al.*, 1999).

El patrón espacial de cada una de las especies se analizó para las tres mallas de muestreo utilizando 2340 permutaciones con el software descrito en PERRY *et al.* (1999) y disponible en <http://www.iacr.bbsrc.ac.uk/pie/sadie>. Se utilizaron como datos brutos los valores de cobertura categorizados ($n = 100, 400$ y 1600 para las mallas 1, 2 y 3 respectivamente). Los mapas de v se realizaron mediante interpolación lineal con el programa Surfer para Windows 5.0 (Golden Software, Colorado, USA).

2.3.2. Análisis geostadístico

El desarrollo de la teoría de las variables regionalizadas durante las décadas de los sesenta y setenta 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 (WEBSTER & OLIVER, 1990). Inicialmente desarrolladas para la detección del patrón espacial y el cartografiado de yacimientos minerales (JOURNAL & HUIGBRETS, 1978), en las dos últimas décadas se han uti-

lizado ampliamente en disciplinas como la edafología (WEBSTER & OLIVER, 1990), la entomología (LIEBHOLD *et al.*, 1993), la nematología (WEBSTER & BOAG, 1992) y la fitopatología (NELSON *et al.*, 1999).

Para caracterizar el patrón espacial de cada especie en las distintas mallas de muestreo se utilizaron semivariogramas experimentales, calculados como (WEBSTER & OLIVER, 1990):

$$\hat{\gamma}(\mathbf{h}) = \frac{1}{2N(\mathbf{h})} \sum_{i=1}^{N(\mathbf{h})} \{z(\mathbf{x}_i) - z(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})\}^2$$

donde $\hat{\gamma}$ es la semivarianza, $z(\mathbf{x}_i)$ y $z(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})$ son los valores de cobertura observados en los puntos de muestreo \mathbf{x}_i y $\mathbf{x}_i + \mathbf{h}$ respectivamente, \mathbf{h} es la separación entre puntos de muestreo y $N(\mathbf{h})$ es el número de comparaciones existentes a una determinada separación \mathbf{h} . Si la cobertura se distribuye al azar, los valores del semivariograma no se ven afectados por la distancia. Cuando los valores de cobertura están autocorrelacionados, el semivariograma usualmente incrementa sus valores con la distancia debido a la comparación de muestras vecinas que son similares y están relacionadas hasta que llega a una asíntota o "sill". La distancia a la que se alcanza esta asíntota se denomina rango e indica el límite de la dependencia espacial; lugares separados por distancias mayores que el rango son espacialmente independientes. En el caso de la vegetación, el rango suele indicar la longitud media de las manchas. La intercepción en el eje y del semivariograma, denominada "nugget", es la cantidad de varianza no explicada espacialmente, y se debe a errores de medida y a la variación espacial existente a distancias menores que el intervalo de muestreo más pequeño (WEBSTER & OLIVER, 1990). Con el fin de cuantificar estos parámetros se ajustaron modelos que relacionaron la semivarianza con la distancia de separación entre pares de puntos. Para permitir una mejor comparación entre las diferentes especies, todos los semivariogramas fueron estandarizados (ROSSI *et al.*, 1992), dividiendo para ello cada valor del semivariograma por la varianza existente en esa determinada distancia (PANNATIER, 1997).

Los semivariogramas fueron ajustados a dos tipos de modelos isotrópicos depen-

diendo de la presencia de autocorrelación a una o a dos escalas respectivamente. En el primer caso se utilizó un modelo esférico con un efecto "nugget", de acuerdo con la siguiente ecuación (WEBSTER & OLIVER, 1990):

$$\gamma(h) = C_0 + C \left\{ \frac{3h}{2a} - \frac{1}{2} \left(\frac{h}{a} \right)^3 \right\} \quad \text{para } 0 < h \leq a$$

$$\gamma(h) = C_0 + C \quad \text{para } h > a$$

donde C_0 es el "nugget", C es la varianza estructural y a es el rango. Cuando el semivariograma reveló la presencia de autocorrelación a dos escalas, se utilizó un modelo esférico doble con "nugget" (WEBSTER & OLIVER, 1990):

$$\gamma(h) = C_0 + C_1 \left\{ \frac{3h}{2a_1} - \frac{1}{2} \left(\frac{h}{a_1} \right)^3 \right\} + C_2 \left\{ \frac{3h}{2a_2} - \frac{1}{2} \left(\frac{h}{a_2} \right)^3 \right\} \quad \text{para } 0 < h \leq a_1$$

$$\gamma(h) = C_0 + C_1 + C_2 \left\{ \frac{3h}{2a_2} - \frac{1}{2} \left(\frac{h}{a_2} \right)^3 \right\} \quad \text{para } a_1 < h \leq a_2$$

$$\gamma(h) = C_0 + C_1 + C_2 \quad \text{para } h > a_2$$

donde C_0 es el "nugget" y C_1 y C_2 representan la varianza estructural para el primer (a_1) y segundo (a_2) rango respectivamente.

Algunos semivariogramas mostraron la presencia de un efecto hoyo ("hole effect"), fenómeno que viene marcado por la presencia de una depresión en el semivariograma a distancias mayores que el rango. Su presencia suele estar asociada a la existencia de un patrón regular en los datos (WEBSTER & OLIVER, 1990). Para todos los semivariogramas calculados, se utilizó la proporción de la varianza explicada por el modelo ajustado para obtener una medida de la dependencia espacial de los datos (DPE) conforme a la ecuación $(C_1 + C_2)/(C_0 + C_1 + C_2)$, donde C_0 es el "nugget" y C_1 y C_2 son los valores de varianza estructural para los rangos corto y largo respectivamente (ROBERTSON & FRECKMAN, 1995). En los modelos que sólo tienen un rango, $C_2 = 0$. El cálculo de los semivariogramas y su modelización se realizó con el programa Variowin 2.2 (PANNATIER, 1997). El análisis espectral se realizó con la rutina "lombscargle", realizada para Matlab (The MathWorks, Natick, Massachusetts, USA) por el Dr. B. Schodson (disponible en <http://www.mathworks.com>).

3. RESULTADOS

3.1. Análisis SADIE

El análisis SADIE detectó la presencia de patrones espaciales no aleatorios para la cobertura de la mayor parte de especies (Tabla I). El patrón espacial de *S. tenacissima*, *G. alypum* y *A. cytisoides* fue agregado para todas las mallas de muestreo, tal como indican los valores de I_a . En el caso de *B.*

espaciales para las distintas especies (Figs. 2, 3 y 4). *Stipa tenacissima* presentó una distribución fuertemente agregada, con una zona principal de manchas en el centro de la parcela. *Globularia alypum* mostró una zona de manchas en la esquina superior derecha de la parcela, con un claro en la zona central coincidente con la principal zona de agregación de *S. tenacissima*. *Brachypodium retusum* y los caméfitos presentaron una distribución de manchas y claros homogéneamente repartida por la parcela. El patrón espacial de *A.*

Tabla I.—Resumen del análisis SADIE. El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestra entre paréntesis. I_a = índice de agregación, V_i = media del índice de agrupación para las manchas y V_j = media del índice de agrupación para los claros. Los valores significativos ($P < 0.05$ ó $P > 0.95$) se indican en negrita.

—Summary of SADIE analysis. I_a = index of aggregation, V_i = mean index of clustering for gaps, and V_j = mean index of clustering for patches. Significant P values derived from randomizations are in bold.

Especie	Malla	I_a	V_i	V_j
<i>Stipa tenacissima</i>	5 x 5 m	1.53 (0.002)	1.47 (0.009)	-1.46 (0.010)
	2.5 x 2.5 m	2.15 (< 0.001)	2.04 (< 0.001)	-1.93 (< 0.001)
	1.25 x 1.25 m	2.93 (< 0.001)	2.89 (< 0.001)	-2.98 (< 0.001)
<i>Globularia alypum</i>	5 x 5 m	1.59 (0.004)	1.45 (0.007)	-1.45 (0.009)
	2.5 x 2.5 m	2.42 (< 0.001)	2.18 (< 0.001)	-2.28 (< 0.001)
	1.25 x 1.25 m	3.60 (0.001)	3.64 (< 0.001)	-3.67 (< 0.001)
<i>Brachypodium retusum</i>	5 x 5 m	1.20 (0.102)	1.17 (0.119)	-1.12 (0.169)
	2.5 x 2.5 m	1.57 (0.001)	1.45 (0.008)	-1.51 (0.003)
	1.25 x 1.25 m	2.33 (< 0.001)	2.15 (< 0.001)	-2.21 (< 0.001)
<i>Anthyllis cytisoides</i>	5 x 5 m	2.26 (< 0.001)	2.21 (< 0.001)	-2.30 (< 0.001)
	2.5 x 2.5 m	2.26 (< 0.001)	2.14 (< 0.001)	-2.28 (< 0.001)
	1.25 x 1.25 m	2.82 (< 0.001)	2.77 (< 0.001)	-2.80 (< 0.001)
Caméfitos	5 x 5 m	1.10 (0.227)	1.10 (0.205)	-1.07 (0.268)
	2.5 x 2.5 m	1.45 (0.003)	1.43 (0.012)	-1.45 (0.009)
	1.25 x 1.25 m	1.74 (0.001)	1.76 (0.001)	-1.76 (0.001)

retusum y los caméfitos, este patrón fue aleatorio en la malla de mayor tamaño de celda, siendo agregado en el resto. Los valores de V_j y V_i obtenidos para todas las especies indicaron la presencia de manchas y claros en la zona estudiada. En general, se observó un incremento en el nivel de agregación con el aumento de la resolución. Los mapas de v revelaron la presencia de complejos patrones

cytisoides mostró cierta similitud con el de *S. tenacissima*, aunque las manchas se situaban preferentemente en la dirección SW-NE. Los mapas obtenidos con las distintas mallas de muestreo mostraron la misma distribución general de manchas y claros, aunque se observa un aumento en la definición y el grado de agregación al incrementar la resolución.

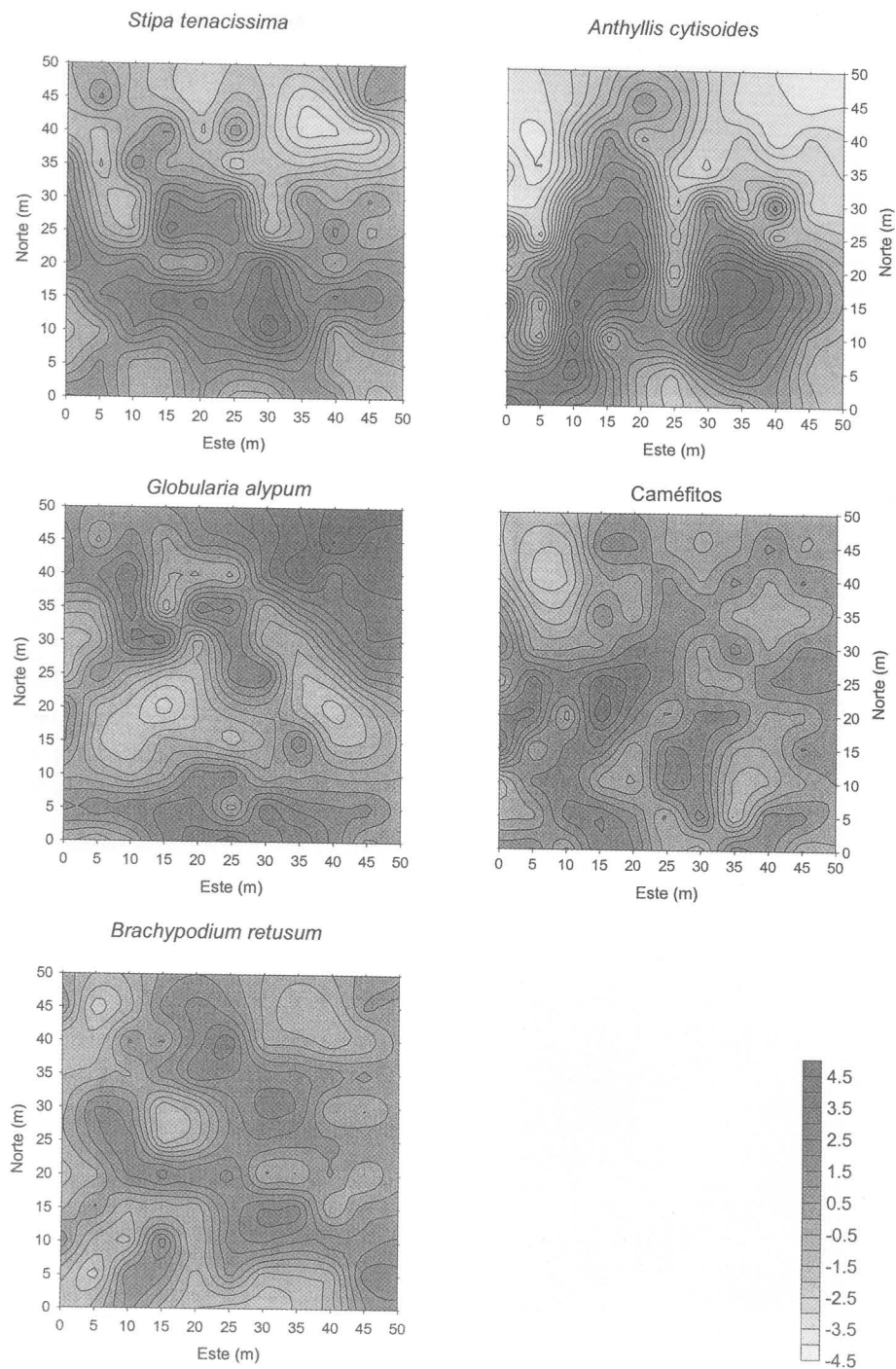


Fig. 2.—Mapas del índice de agrupación (v) para las distintas especies evaluadas utilizando la malla de muestreo de 5×5 m.

—Index of clustering (v) maps for the species evaluated in the 5×5 grid.

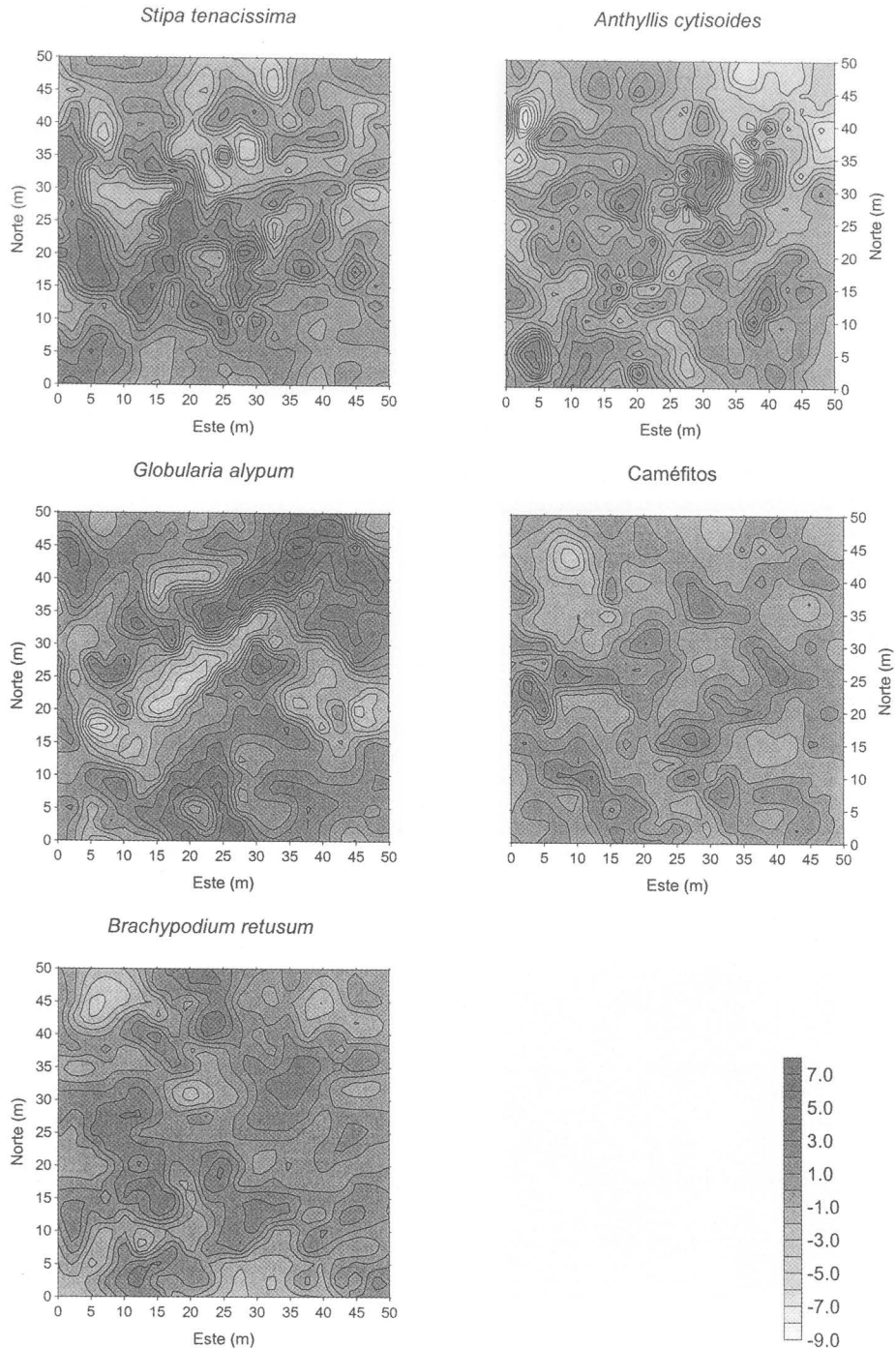


Fig. 3.—Mapas del índice de agrupación (v) para las distintas especies evaluadas utilizando la malla de muestreo de 2.5×2.5 m.

—Index of clustering (v) maps for the species evaluated in the $2.5 \text{ m} \times 2.5 \text{ m}$ grid.

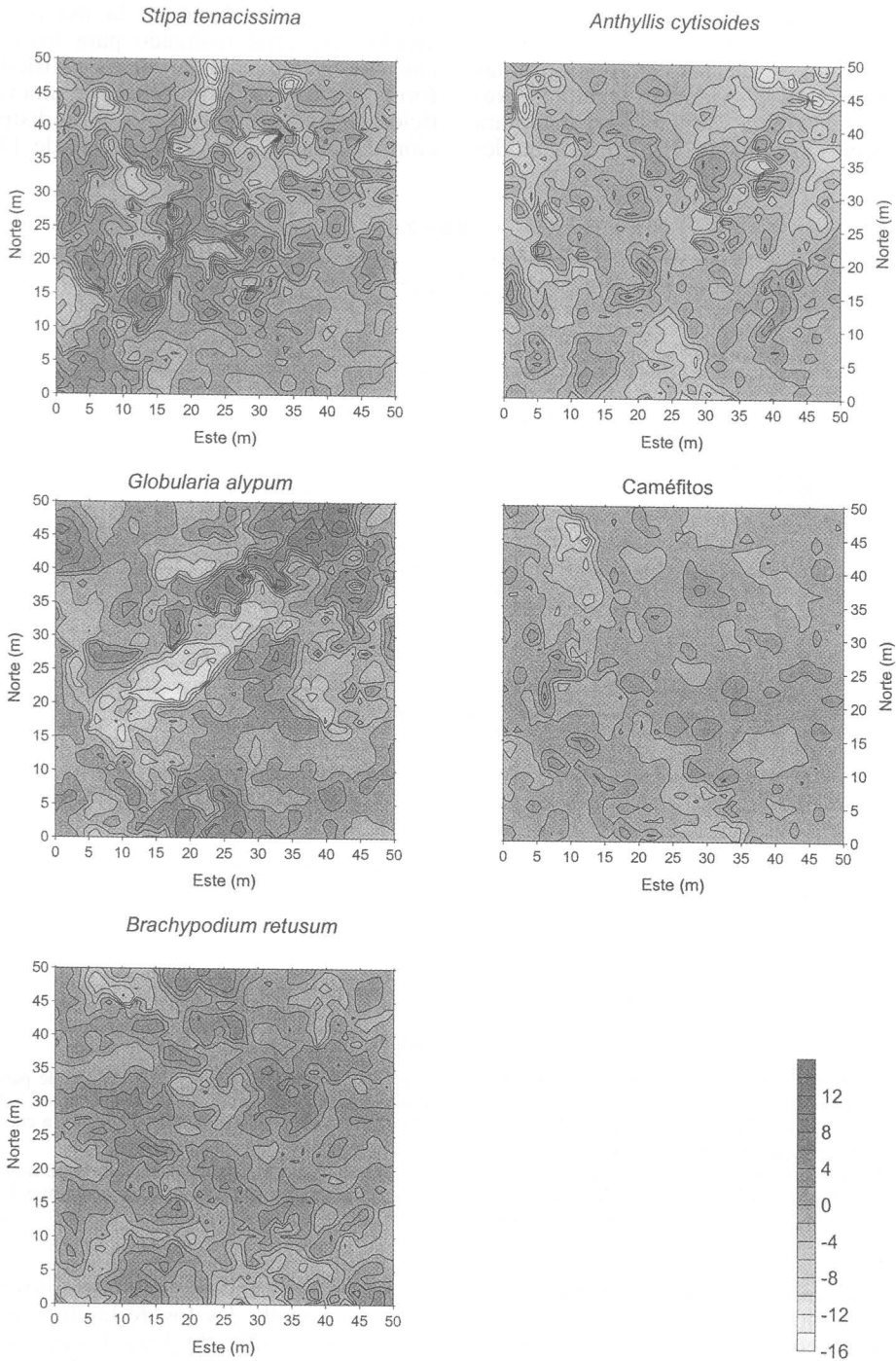


Fig. 4.—Mapas del índice de agrupación (v) para las distintas especies evaluadas utilizando la malla de muestreo de 1.25×1.25 m.

—Index of clustering (v) maps for the species evaluated in the $1.25 \text{ m} \times 1.25 \text{ m}$ grid.

3.2. Análisis geoestadístico

El análisis de los semivariogramas experimentales individuales reveló la presencia de una clara estructura espacial para las especies estudiadas (Fig. 5). Los mode-

especialmente evidente en la malla 2. El análisis espectral realizado para los casos con mayor número de datos ratificó de forma consistente la presencia de una repetición periódica significativa en la distribución de esta especie a distancias de 14-15

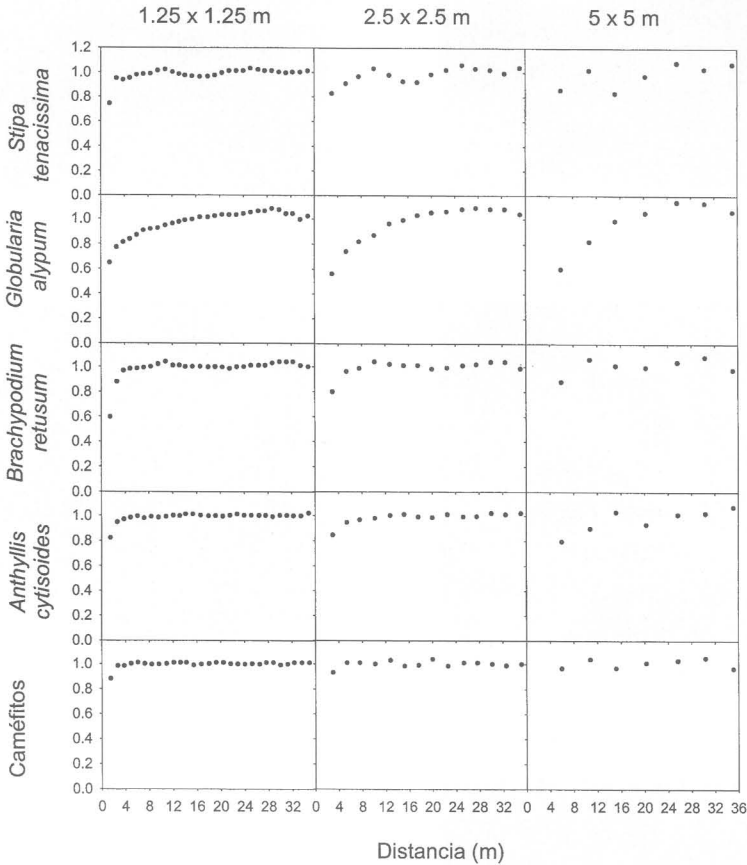


Fig. 5.—Semivariogramas experimentales para las distintas especies y mallas de muestreo. El número de pares de observaciones utilizado para calcular cada punto del semivariograma osciló entre 684 y 1044 (malla 5×5 m), 2964 y 13256 (malla 2.5×2.5 m) y 12324 y 100520 (malla 1.25×1.25 m). Los modelos ajustados a cada uno de los semivariogramas se describen en la Tabla 2.

—Experimental semivariograms of evaluated species and sampling grids. Each semivariogram value was computed with 684-1044 (5×5 m grid), 2964-13256 (2.5×2.5 m grid), and 12324-100520 (1.25×1.25 m grid) pairs of points. The models fitted are described in Table 2.

los ajustados a estos semivariogramas (Tabla II) mostraron valores moderados y altos de dependencia espacial (DPE) para *S. tenacissima*, *B. retusum* y *G. alypum*, con independencia de la resolución utilizada. Los semivariogramas de la primera especie mostraron la presencia de un efecto hoyo,

m, coherente cuando se analizaron los residuos de la malla 3 y los de las tres mallas conjuntamente (Fig. 6). Para *A. cytisoides* y los caméfitos, la DPE se redujo sensiblemente o dejó de detectarse con la malla 1, de menor resolución. Los modelos ajustados a los datos de la malla 3 identificaron

para todas las especies un rango corto de unos 2-4 m que, en general, aumentó al disminuir la resolución. Para *A. cytisoides* y *G. alypum*, los datos se ajustaron bien a modelos con un segundo rango de 15-18 y 19-25 m respectivamente. A la menor de las reso-

4. DISCUSIÓN

La utilización combinada de varias técnicas de análisis espacial y mallas de muestreo permite conocer numerosos aspectos de la distribución espacial de la vegetación en el

Tabla II.—Parámetros de los modelos ajustados a los semivariogramas estandarizados. C_0 = "nugget", a_1 = primer rango (m) y a_2 = segundo rango (m), C_1 = varianza estructural para el primer rango, C_2 = varianza estructural para el segundo rango, DPE = dependencia espacial (%), S. t. = *Stipa tenacissima*, G. a. = *Globularia alypum*, B. r. = *Brachypodium retusum*, A. c. = *Anthyllis cytisoides*, C. s. = caméfitos. n = 100, 400 y 1600 para las mallas de muestreo 1 (5 x 5 m), 2 (2.5 x 2.5 m) y 3 (1.25 x 1.25 m) respectivamente.

—Parameters of the models fitted to the standardized semivariograms. C_0 = nugget variance, C = structural variance, a = range (m), DPE = spatial dependence or ratio of structural to population variance (%). In nested models, C_1 and C_2 indicate the value of structural variance for the short (a_1) and long (a_2) range structures respectively.

Especie	Malla	Modelo	C_0	C_1 †	C_2	a_1 ††	a_2	DPE
S. t.	1	Esférico	0.33	0.66	-	9.96	-	66.73
	2	Esférico	0.59	0.41	-	8.28	-	41.00
	3	Esférico	0.57	0.41	-	4.29	-	41.84
G. a.	1	Esférico	0.28	0.87	-	25.20	-	75.65
	2	Doble esférico	0.03	0.53	0.52	4.68	23.40	77.78
	3	Doble esférico	0.33	0.51	0.18	3.30	19.14	67.58
B. r.	1	Esférico	0.06	0.97	-	9.01	-	94.15
	2	Esférico	0.45	0.56	-	7.28	-	54.95
	3	Esférico	0.10	0.90	-	3.96	-	89.88
A. c.	1	Esférico	0.56	0.42	-	17.07	-	42.86
	2	Doble esférico	0.59	0.30	0.11	5.40	15.48	41.04
	3	Doble esférico	0.23	0.73	0.05	2.58	18.48	76.92
C. s.	1	- ‡	-	-	-	-	-	-
	2	Esférico	0.66	0.35	-	5.35	-	34.43
	3	Esférico	0.31	0.69	-	2.33	-	68.89

† En el modelo esférico representa la única varianza estructural existente.

†† En el modelo esférico representa el único rango existente.

‡ No se encontró estructura espacial evidente, por lo que no se ajustó ningún modelo.

luciones, no se detectó autocorrelación a pequeña escala, presentando los modelos ajustados un único rango.

espartal estudiado. El análisis SADIE refleja la estructura en mosaico de la vegetación, identificando la agrupación significativa de la cobertura de todas las especies a pequeña escala, que se manifiesta en las mallas de mayor resolución. SADIE distingue además entre *S. tenacissima*, *A. cytisoides* y *G. aly-*

pum, que presentaron otros niveles de agregación apreciables a menor resolución, y *B. retusum* y caméfitos, que muestran una distribución aleatoria, no estructurada, cuando se emplean unidades de muestreo de 5 × 5 m. El análisis

de *S. tenacissima* tienden a disponerse de forma paralela a las curvas de nivel, lo que origina la formación de un patrón espacial regular. Esta distribución maximiza la capacidad de la vegetación para captar agua y

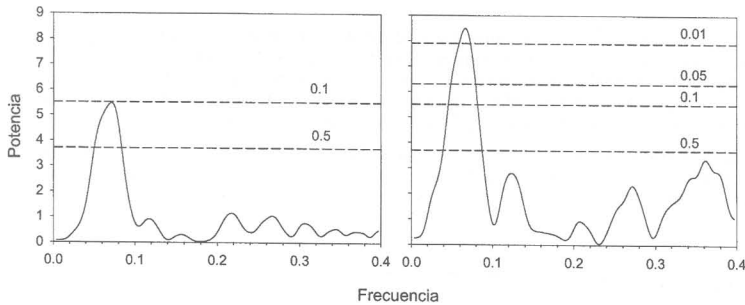


Fig. 6.—Periodogramas de Lomb-Scargle calculados para los residuos de la malla 3 (izquierda) y de todas las mallas (derecha). Las líneas discontinuas indican niveles de significación aproximados. La frecuencia es la inversa del periodo.

—Lomb-Scargle periodograms computed with the residuals of 1.25 m × 1.25 m grid (left) and with the residuals of all grids (right). Hashed lines show approximate significance levels. Frequency is the inverse of period.

geoestadístico capta una mayor riqueza de matices en la estructura espacial de las especies evaluadas. Así, detecta un componente periódico en la distribución de *S. tenacissima* y mide una segunda escala de autocorrelación para *A. cytisoides* y *G. alypum*.

El patrón espacial de la vegetación en los espartales guarda ciertas similitudes con el de la vegetación bandeada -“tiger-bush”- o distribuida en manchas -“spotted pattern”-, descritas en numerosas zonas áridas y semiáridas de Australia, el Sahel africano, Méjico y el oeste de los Estados Unidos (VALENTÍN *et al.*, 1999). PUIGDEFÁBREGAS & SÁNCHEZ (1996) han analizado el patrón espacial de *S. tenacissima* en una parcela de 230 × 190 m situada en Almería mediante técnicas geoestadísticas. Los semivariogramas obtenidos por estos autores mostraron un efecto hoyo a distancias de 1.5-3 m, indicando la presencia de un patrón regular en la distribución de esta especie. Estos autores observaron una relación entre el patrón espacial de *S. tenacissima* y la topografía, comprobando que los principales procesos que condicionaban la distribución espacial de *S. tenacissima* fueron la topografía y los flujos de agua y sedimentos asociados. Así, han propuesto que, en zonas de moderada pendiente, las macollas

sedimentos procedentes de los flujos de escorrentía, vitales para su mantenimiento. Los resultados obtenidos en el presente estudio concuerdan con los de PUIGDEFÁBREGAS & SÁNCHEZ (1996), ya que los semivariogramas obtenidos para *S. tenacissima* indicaron la presencia de un patrón regular en su distribución.

El patrón espacial de *G. alypum* presentó un elevado grado de agregación y dependencia espacial. Los semivariogramas y los mapas del índice v mostraron, además, asociaciones a pequeña escala entre individuos de esta especie. LLORET (1998) ha descrito agrupaciones similares para *G. alypum* en matorrales de Cataluña. Estas agregaciones podrían estar promovidas por los mecanismos de dispersión de las semillas (ZAMMIT & ZEDLER, 1988) o por la disponibilidad de microambientes favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas (OWENS *et al.*, 1995), aspectos que no pueden ser discriminados en este estudio. *Anthyllis cytisoides* mostró un comportamiento similar. HAASE *et al.* (1997) estudiaron el patrón espacial de esta especie en matorrales desarrollados sobre campos de cultivo abandonados de Almería. Conforme a lo observado en este estudio, estos autores encontraron patro-

nes de distribución agregados a distancias de 0.5, 2 y 3 m. Los patrones espaciales observados para *B. retusum* pueden estar relacionados con su estrategia reproductiva, ya que esta especie se reproduce principalmente por vía vegetativa, ocurriendo la reproducción sexual únicamente después de perturbaciones como los incendios (CATURLA *et al.*, 2000). En los caméfitos, sólo la malla de muestreo de mayor resolución permitió detectar con cierta claridad su distribución espacial. El rango encontrado indicó que los individuos se asociaron únicamente a distancias muy cortas, lo que puede deberse a la existencia de agregaciones de individuos jóvenes cerca de ejemplares adultos, tal como encontró LLORET (1998) en matorrales de Cataluña.

AGRADECIMIENTOS

M.^a Dolores Puche, José García y José Huesca ayudaron durante la fase del trabajo de campo. Joe Perry nos proporcionó amablemente el software SADIE. Este trabajo se ha realizado gracias a una beca FPU del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte otorgada al primer autor y al proyecto europeo REDMED (Contrato ENV4-CT97-0682). La Fundación CEAM recibe financiación de la Conselleria de Medio Ambiente de la Generalitat Valenciana y de Bancaixa.

Recibido el día 24 de junio de 2002
Aceptado el día 29 de mayo de 2003

BIBLIOGRAFÍA

- CATURLA, R. N., RAVENTÓS, J., GUÀRDIA, R. & VALLEJO, V. R. 2000. Early post-fire regeneration dynamics of *Brachypodium retusum* Pers. (Beauv.) in old fields of the Valencia region (eastern Spain). *Acta Oecologica*, **21**: 1-12.
- COOPER, S. D., DIEHL, S., KRATZ, K. & SARNELLE, O. 1988. Implications of scale for patterns and processes in stream ecology. *Australian Journal of Ecology*, **23**: 27-40.
- DALE, M. R. T. 1999. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- EASTMAN, J. R. 1997. *Idrisi for Windows User's Guide, version 2.0*. Clark University, Worcester.
- GARCÍA-FAYOS, P. & GASQUE, M. 2002. Consequences of a severe drought on spatial patterns of woody plants in a two-phase mosaic steppe of *Stipa tenacissima* L. *Journal of Arid Environments*, **52**: 199-208.
- HOLLAND, J. M., PERRY, J. N. & WINDER, L. 1999. The within-field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research*, **89**: 499-513.
- JOURNEL, A. G. & HUIJBREGTS, C. J. 1978. *Mining geostatistics*. Academic Press, London.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numerical ecology. Second english edition*. Elsevier, Amsterdam.
- LE HOUÉROU, H. N. 2001. Biogeography of the arid steppeland north of the Sahara. *Journal of Arid Environments*, **48**: 103-128.
- LEVIN, S. A. 1992. The problem of Pattern and scale in Ecology. *Ecology*, **73**: 1943-1967.
- LIEBHOLD, A. M., ROSSI, R. E. & KEMP, W. P. 1993. Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. *Annual Review of Entomology*, **38**: 303-327.
- LLORET F. 1998. Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 417-430.
- MAESTRE, F. T. 2003. Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *The Lichenologist*, **35**: 71-81.
- MAESTRE, F. T. & 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., HUESCA, M. T., ZAADY, E., BAUTISTA, S. & CORTINA, J. 2002. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology and Biochemistry*, **34**: 895-898.
- NELSON, M. R., ORUM, T. V., JAIME-GARCÍA, R. & NADEEM, A. 1999. Applications of geographic information systems and geostatistics in plant disease epidemiology and management. *Plant Disease*, **83**: 308-319.
- OWENS, M. K., WALLACE, R. B. & ARCHER, S. R. 1995. Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. *Oikos*, **74**: 493-502.
- PANNATIER, Y. 1997. *Variowin Software for Spatial Data Analysis in 2D*. Springer Verlag, New York.
- PÉREZ CUEVA, J. A. 1994. *Atlas climático de la Comunidad Valenciana*. Conselleria de Obras Públicas, Urbanismo y Transportes. Valencia.
- PERRY, J. N. 1995. Spatial aspects of animal and plant distribution in patchy farmland habitats. In: *Ecology and Integrated Farming Systems* D. M. GLEN, M. P. GREAVES & H. M. ANDERSON, Eds., págs. 95-102. John Wiley & Sons, Bristol.
- 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology*, **79**: 1008-1017.
- PERRY, J. N., WINDER, L., HOLLAND, J. M. & ALSTON, R. D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters*, **2**: 106-113.
- PUIGDEFÁBREGAS, J. & SÁNCHEZ, G. 1996. Geomorphological implications of vegetation patchiness on semiarid slopes. In: *Advances in hillslope processes, Volume 2*. M. G. ANDERSON & S. M. BROOKS, Eds., págs. 1027-1060. John Wiley & Sons, London.
- ROBERTSON, G. P. & FRECKMAN, D. W. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology*, **76**: 1425-1432.

- ROSSI, R. E., MULLA, D. J., JOURNAL, A. G. & FRANZ, E. H. 1992. Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*, **62**: 277-314.
- SHIPLEY, B. D. & KEDDY, P. A. 1987. The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. *Vegetatio*, **69**: 47-55.
- TERRADAS, J. 2001. *Ecología de la vegetación*. Editorial Omega, Barcelona.
- TURECHECK, W. W. & MADDEN, L. V. 1999. Spatial pattern of strawberry leaf blight in perennial production systems. *Phytopathology*, **89**: 421-433.
- VALENTIN, C., D'HERBÈS, J. M. & POESEN, J. 1999. Soil and water components of banded vegetation patterns. *Catena*, **37**: 1-24.
- WEBSTER, R. & BOAG, B. 1992. Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. *Journal of Soil Science*, **43**: 583-595.
- WEBSTER, R. & OLIVER, M. A. 1990. *Statistical methods for land resource survey*. Oxford University Press, Oxford.
- WIENS, J. A. 1989. Spatial scale in ecology. *Functional Ecology*, **3**: 385-97.
- ZAMMIT, C. A. & ZEDLER, P. H. 1988. The influence of dominant shrubs, fire and time since fire on soil seed banks in mixed chaparral. *Vegetatio*, **75**: 175-187.