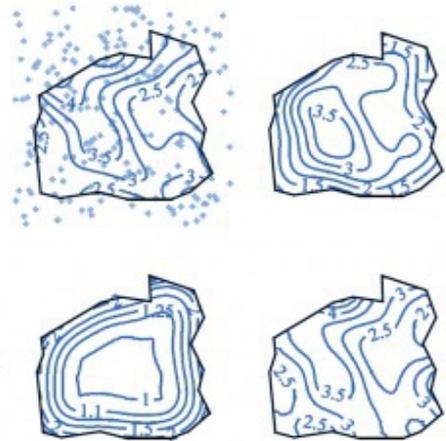
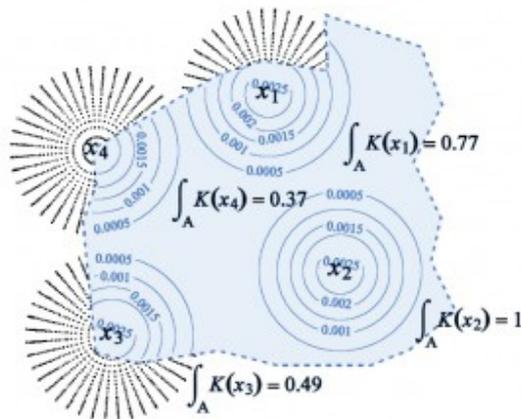
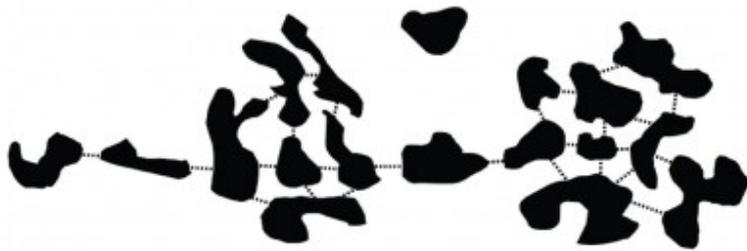


Marcelino de la Cruz
Fernando T. Maestre
(editores)

Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados



Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados

MARCELINO DE LA CRUZ
FERNANDO T. MAESTRE
(editores)



EDITORES

MARCELINO DE LA CRUZ ROT
FERNANDO T. MAESTRE
Área de Biodiversidad y Conservación.
Departamento de Biología y Geología.
ESCET.
Universidad Rey Juan Carlos
E-28933 Móstoles, España.

A efectos bibliográficos, la obra debe citarse como sigue:

De la Cruz, M. y Maestre, F. T. (eds.) 2013. *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados*. ECESPA-Asociación Española de Ecología Terrestre. Móstoles. 355 pp.

Todos los derechos reservados. Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley.

© Copyright by los autores

Móstoles, 2013

ISBN: 978-84-616-3448-4

PREFACIO

Hace más de cuatro años desde que viera la luz el libro “Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones”, auspiciado por el grupo de ecología espacial de la Asociación Española de Ecología Terrestre (ECESPA) y publicado por la Universidad Rey Juan Carlos y la Editorial Dyckinson. Dicho libro supuso un hito importante en la literatura científica en castellano, ya que hasta la fecha no se había publicado ningún libro en castellano dedicado en exclusiva al análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos. Esta obra ha tenido una muy buena acogida por parte de investigadores y estudiantes interesados en el análisis de estos datos, como lo demuestran las numerosas descargas (varios miles de sus distintos capítulos) realizadas del mismo desde la página web de ECESPA (www.ecologiaespacial.es), así como las reseñas del mismo que han aparecido en revistas científicas (Fajardo, A. 2010. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 321-322) y de alta divulgación (Wiegand, T. 2009. *Ecosistemas* 18: 92-94). La buena acogida de este libro, y el interés y calidad de las presentaciones de la II Reunión de Trabajo de ECESPA, realizada en la Universidad Politécnica de Madrid entre el 24 y 26 septiembre de 2008, nos ha animado a editar el volumen que tiene entre sus manos, que pretende mostrar algunas técnicas de análisis espacial que no fueron representadas en el primer libro, así como distintos estudios de caso en los que investigadores repartidos a lo largo de la geografía española han aplicado técnicas de análisis espacial.

Siguiendo el esquema del libro publicado en 2008, la presente obra consta de 16 capítulos divididos en dos grandes apartados: i) conceptos y técnicas para el análisis espacial de datos ecológicos y ii) aplicaciones prácticas. Como su propio nombre indica, el primer apartado recoge una serie de capítulos – 4 en total– dedicados a revisar con cierta profundidad distintas técnicas de análisis espacial que son de interés general para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos. La segunda parte de la obra recoge una serie de 12 capítulos más cortos – en formato de artículo científico– que derivan de las comunicaciones orales cortas y pósteres presentados en la II reunión de ECESPA. Estos capítulos ilustran la variedad e importancia de cuestiones ambientales y ecológicas que pueden abordarse desde la óptica de la ecología espacial.

Quiséramos terminar este prefacio agradeciendo la paciencia de todos los autores por el retraso sufrido con la edición de esta obra, que se ha alargado más de lo que los editores hubieran deseado en un principio, así como su interés y esfuerzo para que la misma viera la luz. Esperamos también que este libro sirva para relanzar las actividades de ECESPA, y que éste no sea más que el segundo de una larga serie de obras que recojan parte de la excelente investigación que realizan los miembros de ECESPA, que ilustra a la perfección como el análisis espacial de datos ecológicos puede contribuir a aumentar

nuestro conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que nos rodean y, por ende, a proporcionar herramientas que permitan una mejor gestión de los mismos.

Marcelino de la Cruz
Fernando T. Maestre
Móstoles, mayo de 2012

ÍNDICE

AUTORES	XVI
---------------	-----

PARTE I: CONCEPTOS Y TÉCNICAS PARA EL ANÁLISIS ESPACIAL DE DATOS ECOLÓGICOS

1. MÉTODOS Y HERRAMIENTAS PARA EL ANÁLISIS DE LA CONECTIVIDAD DEL PAISAJE Y SU INTEGRACIÓN EN LOS PLANES DE CONSERVACIÓN	1
<i>Santiago Saura Martínez de Toda</i>	
1.1. Introducción.....	2
1.1.1. Conectividad del paisaje: concepto e importancia para el funcionamiento de los sistemas ecológicos	2
1.1.2. Conectividad estructural y funcional: cómo la conectividad depende de las especies y procesos analizados.....	4
1.2. Principales enfoques y metodologías para el análisis de la conectividad del paisaje.....	5
1.2.1. Índices espaciales sencillos.....	6
1.2.2. Estructuras de grafos	6
1.2.3. Modelos de poblaciones espacialmente explícitos o de metapoblaciones.....	7
1.2.4. ¿Cuándo usar uno u otro enfoque metodológico?.....	7
1.3. La conectividad entre y dentro de las teselas: el concepto de disponibilidad de hábitat a escala de paisaje y sus diferentes fracciones...9	
1.3.1. Conectividad: ¿sólo entre las teselas de hábitat?	9
1.3.2. Medición de la disponibilidad de hábitat a escala de paisaje	11
1.3.3. Los índices de conectividad IIC y PC.....	12
1.3.4. Las diferentes maneras en las que una tesela puede contribuir a la conectividad y disponibilidad de hábitat en el paisaje	14
1.4. Caracterización de las conexiones entre las teselas.....	17
1.4.1. Distancias euclídeas.....	18
1.4.2. Distancias de mínimo coste: una primera aproximación para considerar el efecto de la variable permeabilidad de la matriz del paisaje	19
1.4.3. Más allá de los caminos de mínimo coste en la evaluación de las distancias efectivas a través de la matriz del paisaje	22
1.4.4. Conectividad asimétrica	23
1.4.5. Simulaciones del movimiento o propagación de especies y procesos ecológicos.....	24
1.4.6. Técnicas de seguimiento del movimiento y marcaje-recaptura	25
1.4.7. Diferenciación genética	26
1.5. ¿Es el mantenimiento y fomento de la conectividad la mejor alternativa de conservación?	27
1.5.1. Cuando la conectividad (o alguna de las modalidades de la misma) favorece a especies o procesos no deseados desde el punto de vista de la gestión, o tiene efectos contraproducentes sobre especies con alto valor de conservación.....	28
1.5.2. Cuando la conectividad, aún teniendo efectos positivos sobre las especies de	

	interés, no es la mejor alternativa de conservación por mostrar menos beneficios que otras posibilidades de gestión o una pobre relación entre la inversión requerida y los resultados efectivos obtenidos	29
1.6.	Algunas herramientas valiosas para el análisis de la conectividad del paisaje y su integración en los planes de conservación de hábitats y especies	32
1.6.1.	Conefor	32
1.6.2.	PathMatrix	33
1.6.3.	Circuitscape	34
1.6.4.	Corridor Designer	34
1.6.5.	Guidos	35
1.6.6.	Otras herramientas de interés.....	36
1.7.	Ejemplo de aplicación: zonas críticas para la conservación de la conectividad del hábitat del urogallo en Cataluña	37
1.7.1.	Descripción general del caso de estudio	37
1.7.2.	La distribución del hábitat del urogallo en Cataluña.....	38
1.7.3.	Dispersión del urogallo y conexiones entre las unidades de hábitat	39
1.7.4.	Análisis de conectividad: identificación de áreas críticas para el urogallo y su interpretación	40
1.8.	Agradecimientos	45
2.	ESTRUCTURA FRACTAL DE LOS PATRONES ESPACIALES DE LA VEGETACIÓN Y SU SIGNIFICADO ECOLÓGICO	47
	<i>Concepción L. Alados, Juan Escós, Hugo Saiz y Miguel Ángel Sánchez Granero</i>	
2.1.	Introducción	48
2.2.	Cuantificación de la estructura espacial por medio del análisis fractal ...	48
2.2.1.	Dimensión fractal de información y distribución espacial de la biodiversidad	49
2.2.2.	Distribución de frecuencias y organización espacial de manchas de vegetación.....	51
2.2.3.	Análisis de las fluctuaciones y autocorrelación a largo plazo o memoria del proceso	54
2.2.3.1.	<i>Exponente de Hurst</i>	56
2.2.3.2.	<i>Análisis de fluctuaciones con la tendencia removida (DFA)</i>	57
2.3.	Efecto del tamaño de la muestra en el valor de la dimensión fractal obtenido	60
2.3.1.	Efecto del intervalo del rango sobre la distribución de manchas de vegetación.....	61
2.3.2.	Efecto de la longitud del muestreo y del intervalo del muestreo sobre la estimación del exponente alfa-DFA	63
2.4.	Significado ecológico de los cambios en la estructura fractal de los patrones espaciales de la vegetación	66
2.5.	Conclusión	70
2.6.	Casos prácticos	71
2.6.1.	Uso del programa Drasme2009	71
2.6.1.1.	<i>Cálculo de la dimensión fractal de información</i>	71
2.6.1.2.	<i>Cálculo del exponente alfa por medio del Análisis de fluctuaciones con tendencia removida (DFA)</i>	72

2.7. Apéndice	75
2.7.1. Rutina de MATLAB para el cálculo de alfa de DFA.....	75
2.7.2. Rutina de MATLAB para el cálculo del exponente de Hurst	76
2.7.3. Rutina de MATLAB para generar movimiento browniano fraccionario	77
3. APLICACIONES DE LAS FUNCIONES DE NÚCLEO EN ECOLOGÍA ESPACIAL	79
<i>José Manuel Blanco Moreno</i>	
3.1. Introducción	79
3.1.1. Funciones de núcleo y estructura de pesos	81
3.2. Estimación de la densidad	83
3.2.1. Uso de la estimación de densidad	83
3.2.2. Selección del ancho de ventana	85
3.2.2.1. <i>Ancho de ventana de referencia y anchos variables</i>	85
3.2.2.2. <i>Validación cruzada</i>	87
3.2.3. Corrección de efectos de borde.....	88
3.2.4. Inferencia para estimas de densidad	90
3.2.4.1. <i>Variabilidad espacial de las estimas</i>	90
3.2.4.2. <i>Homogeneidad en patrones de distribución</i>	91
3.2.4.3. <i>Segregación en patrones puntuales multivariados</i>	93
3.2.4.4. <i>Discontinuidades en patrones de puntos</i>	96
3.3. Regresión no paramétrica	98
3.3.1. Media local	98
3.3.2. Regresión lineal local	99
3.3.3. Grados de libertad.....	101
3.3.4. Selección del parámetro de suavización	103
3.3.5. Inconvenientes de la regresión no paramétrica en el espacio.....	104
3.3.6. Inferencia mediante regresión no paramétrica	106
3.3.6.1. <i>Variabilidad del modelo</i>	106
3.3.6.2. <i>Comparación de curvas y superficies</i>	107
3.3.7. Discontinuidades en regresiones no paramétricas.....	109
3.3.7.1. <i>Obtención del modelo discontinuo</i>	109
3.3.7.2. <i>Test de hipótesis de discontinuidad</i>	110
3.3.7.3. <i>Aplicación en una superficie</i>	112
3.4. Regresión ponderada geográficamente	113
3.4.1. Establecimiento de un modelo espacialmente variable.....	113
3.4.2. Significación estadística de la variabilidad espacial	114
3.5. Casos prácticos	116
3.5.1. Análisis de los cambios en la colonización de ecotonos forestales.....	116
3.5.2. Análisis de la variabilidad de la competencia en el espacio mediante regresión ponderada geográficamente	117
3.6. Revisión de programas de ordenador y páginas Web	121
3.7. Agradecimientos	124
4. ANÁLISIS CONJUNTO DE DOS PATRONES PUNTUALES EN ECOLOGÍA.	125
<i>Virgilio Gómez Rubio y Antonio López Quílez</i>	
4.1. Introducción	125

4.2. Análisis de datos de casos y controles	126
4.2.1. Test Monte Carlo de homogeneidad espacial.	127
4.2.2. Detección de regiones con concentraciones extremas.	128
4.2.3. Detección de agregación en los casos	129
4.3. Ajuste por covariables para detectar factores importantes	130
4.3.1. Variación espacial	130
4.3.2. Detección de agregación ajustando por covariables	131
4.4. Análisis espacial con R	132
4.4.1. Introducción.....	132
4.4.2. Distribución espacial de árboles jóvenes y adultos.....	133
4.4.3. Variación espacial de árboles jóvenes y adultos	134
4.4.4. Detección de regiones de concentraciones extremas.	136
4.4.5. Detección de agregación de los árboles adultos.....	137
4.5. Ajuste por covariables para detectar factores de crecimiento importantes	139
4.5.1. Variación espacial	139
4.5.2. Detección de agregación de los árboles adultos.....	142
4.6. Discusión final	146

PARTE II: APLICACIONES PRÁCTICAS

5. PATRONES ESPACIALES Y RELACIONES INTERESPECÍFICAS EN PASTIZALES PSICROXERÓFILOS EN LA SIERRA DE GUADARRAMA.	147
<i>Alba Gutiérrez Girón y Rosario G. Gavilán García.</i>	

5.1. Introducción	147
5.2. Material y métodos	148
5.2.1. Área de estudio.....	148
5.2.2. Muestreo.....	149
5.2.3. Análisis estadístico	150
5.3. Resultados	151
5.3.1. Relaciones multivariantes.....	151
5.3.2. Pautas de agregación de las especies	154
5.3.3. Relaciones interespecíficas.....	157
5.4. Discusión	157
5.5. Agradecimientos	159

6. ASOCIACIÓN ESPACIAL DE ESPECIES LEÑOSAS DOMINANTES A LO LARGO DE GRADIENTES AMBIENTALES: ESTUDIO DE LA REGENERACIÓN DE UN BOSQUE MEDITERRÁNEO CONTINENTAL	161
<i>Elena Granda, Fernando Valladares y Adrián Escudero</i>	

6.1. Introducción	161
6.2. Material y métodos	163
6.2.1. Zona de estudio	163
6.2.2. Diseño experimental y muestreo.....	164

6.2.2.1. <i>Asociación espacial</i>	164
6.2.2.2. <i>Datos microclimáticos</i>	164
6.2.3. Análisis de datos categóricos mediante gráficos en mosaico o “mosaic plots”	164
6.3. Resultados	165
6.3.1. Condiciones climáticas durante el período de estudio	165
6.3.2. Estructura de la vegetación	166
6.3.3. Frecuencia de individuos según su clase de edad, localización y tipo de bosque.....	166
6.4. Discusión	169
6.4.1. ¿Son más frecuentes los juveniles bajo la sombra de otros individuos?	169
6.4.2. ¿Son las interacciones entre adultos y juveniles distintas para cada especie?	169
6.4.3. ¿Determina el nivel de estrés abiótico las interacciones netas planta-planta?	171
6.5. Conclusiones	171
6.6. Agradecimientos	172
7. EFECTO DEL ACLAREO POR DENSO-DEPENDENCIA EN POBLACIONES DE HELECHOS ARBORESCENTES (CYATHEACEAE).	173
<i>Julia Chacón, Rafael Vicuña, Karla E. Tapia, Adrián Escudero y Marcelino de la Cruz</i>	
7.1. Introducción	173
7.2. Metodología	176
7.2.1. Zona y sistema de estudio.....	176
7.2.2. Herramientas de análisis de patrones de puntos.....	176
7.2.3. Preguntas biológicas y proceso de análisis	177
7.2.3.1. <i>El efecto de la heterogeneidad ambiental sobre el patrón espacial</i>	177
7.2.3.2. <i>Patrón espacial de la población de <i>Cyathea caracasana</i> una vez eliminado el efecto de la heterogeneidad.</i>	177
7.2.3.3. <i>Aclareo por denso-dependencia</i>	178
7.3. Resultados	179
7.3.1. El efecto de la heterogeneidad ambiental sobre el patrón espacial	180
7.3.2. Patrón espacial de la población de <i>Cyathea caracasana</i> una vez eliminado el efecto de la heterogeneidad.....	180
7.3.3. Aclareo por denso-dependencia	181
7.4. Discusión	182
7.5. Agradecimientos.	184
8. PATRONES ESPACIO-TEMPORALES EN LOS PINSAPARES DEL MACIZO BÉTICO-RIFEÑO. 185	
<i>Juan Carlos Linares, Jesús Julio Camarero, José Antonio Carreira, Mostafa Lamrani-Alaoui, Victoria Ochoa y Roberto García-Ruiz</i>	
8.1. Introducción	185
8.2. Material y métodos	187
8.2.1. Área de estudio	187
8.2.2. Análisis de la estructura y muestreo de individuos.....	188
8.2.3. Análisis dendrocronológico	189

8.2.4.	Análisis espacial	189
8.2.4.1.	<i>La función K de Ripley</i>	189
8.2.4.2.	<i>Índice de competencia</i>	189
8.2.5.	Datos climáticos	191
8.2.6.	Reconstrucción de la historia de manejo.....	191
8.3.	Resultados y discusión	191
9.	PATRÓN ESPACIAL DE LAS VARIABLES DE LA COMPACTACIÓN DEL SUELO Y SU RELACIÓN CON LA COBERTURA VEGETAL	201
	<i>David Alameda y Rafael Villar</i>	
9.1.	Introducción	201
9.2.	Material y métodos	203
9.3.	Resultados	205
9.3.1.	¿Cuál es el patrón espacial de las variables de la compactación?	205
9.3.2.	¿Cuál es el tipo de relación entre estas variables?	207
9.3.3.	¿Qué efecto tiene la cobertura arbórea?	208
9.3.4.	¿Qué efecto tienen compactación del suelo y cobertura arbórea sobre la producción de pasto?	208
9.4.	Discusión	209
9.5.	Agradecimientos	212
10.	CONSISTENCIA ESPACIAL DE LAS TENDENCIAS DE NDVI EN LA PENÍNSULA IBÉRICA ENTRE CUATRO BASES DE DATOS SATELITALES DURANTE EL PERÍODO 1982-1999	213
	<i>Elisa Liras, Domingo Alcaraz-Segura, Siham Tabik, José M. Paruelo y Javier Cabello</i>	
10.1.	Introducción	214
10.2.	Bases de datos satelitales y tendencias de NDVI	216
10.3.	Análisis de la similitud en las tendencias de NDVI y su patrón espacial	218
10.3.1.	Similitud de la magnitud y sentido de las tendencias: test de Mantel parcial y correlación de Pearson	218
10.3.2.	Similitud en el patrón espacial de las tendencias: Autocorrelación espacial local y test de Mantel parcial	221
10.4.	Mapas de consenso en el sentido de las tendencias de NDVI y su patrón espacial en la Península Ibérica	222
10.4.1.	Consenso del sentido de las tendencias del NDVI en la Península Ibérica	222
10.4.2.	Consenso en el patrón espacial de las tendencias del NDVI en la Península Ibérica	222
10.5.	Síntesis y conclusiones	225
10.6.	Agradecimientos	227
11.	INFLUENCIA DE LOS FACTORES ESPACIALES Y TOPOGRÁFICOS EN LA DISTRIBUCIÓN DE LA VEGETACIÓN DE UN PUERTO DE MONTAÑA DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA	229
	<i>Joaquín Bedía y Juan Busqué</i>	
11.1.	Introducción	229

11.1.1. Objetivos	231
11.2. Material y métodos	231
11.2.1. Zona de estudio	231
11.2.2. Matriz de especies	233
11.2.3. Matriz topográfica	234
11.2.4. Matriz geográfica.....	235
11.2.5. Análisis estadístico	236
11.3. Resultados	237
11.3.1. Selección de variables y su contribución al modelo	237
11.3.2. Gradientes ecológicos.....	238
11.3.3. Estructura espacial y topográfica de la vegetación	238
11.4. Discusión	240
11.5. Conclusiones	242
11.6. Agradecimientos	243
12. INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL SOBRE EL ESTABLECIMIENTO DE CUATRO ESPECIES DEL GÉNERO <i>QUERCUS</i>	245
<i>Victoria González Rodríguez, Raquel Casado, Rafael Villar, José Luis Quero, Elena Suarez-Bonnet y Rafael M. Navarro-Cerrillo</i>	
12.1. Introducción	245
12.2. Material y métodos	247
12.3. Resultados	249
12.3.1. Variación en los factores ambientales y su agregación espacial	249
12.3.2. Emergencia, supervivencia, éxito de establecimiento de <i>Quercus</i> y su agregación espacial	251
12.3.3. Asociación espacial entre las variables estudiadas	252
12.4. Discusión	253
12.5. Agradecimientos	256
13. ELABORACIÓN DE MODELOS PREDICTIVOS DE HÁBITATS UTILIZANDO DATOS DE DENSIDAD-ACTIVIDAD Y DE RIQUEZA ESPECÍFICA PARA EL ENSAMBLAJE DE COLEÓPTEROS DE TINDAYA (FUERTEVENTURA - ISLAS CANARIAS)	257
<i>Francisco J. Ferrer, Antonio de los Santos y Juan Pedro de Nicolás</i>	
13.1. Introducción	257
13.2. Área de estudio	259
13.3. Material y métodos	261
13.3.1. Metodología para la interpretación de ensamblajes de especies	261
13.3.2. Selección, elaboración e integración parcial de las variables temáticas.....	264
13.3.2.1. <i>Elaboración de variables temáticas relacionadas con el hábitat</i>	265
13.3.2.2. <i>Elaboración de variables temáticas relacionadas con la dispersión</i>	266
13.3.3. Diseño de muestreo de las poblaciones de coleópteros.....	266
13.3.4. Análisis de datos.....	268
13.4. Resultados	268
13.4.1. Variación temporal de la DAT y de la RQE	268
13.4.2. Variación de la distribución potencial de la DAT.....	270
13.4.3. Variación de la distribución potencial de la RQE.....	272

13.4.4. Análisis de autocorrelación espacial	272
13.5. Discusión.....	272
14. DEFORESTACIÓN EN UNA REGIÓN MONTAÑOSA MEGADIVERSA EN LOS ANDES: DINÁMICA DEL PAISAJE EN EL SUR DE ECUADOR.....	275
<i>Esteban Torracchi, María Fernanda Tapia, Adrián Escudero y Marcelino de la Cruz</i>	
14.1. Introducción.....	275
14.2. Material y métodos	277
14.2.1. Área de estudio	277
14.2.2. Clasificación de la cubierta vegetal	278
14.2.3. Dinámica de vegetación, deforestación y fragmentación	279
14.3. Resultados	280
14.3.1. Patrones de deforestación	280
14.3.2. Patrones de fragmentación.....	282
14.3.3. Cambios principales en la configuración del bosque de montaña.....	283
14.4. Discusión.....	284
14.4.1. Cambios en el recubrimiento del terreno de los bosques nativos.....	284
14.4.2. Patrones de fragmentación de bosques e implicaciones de administración para la conservación	288
14.5. Conclusiones.....	289
14.6. Agradecimientos	289
15. EFECTOS DE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL, TAMAÑO E INTERACCIONES BIÓTICAS Y ABIÓTICAS DE <i>SILENE CILIATA</i> A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL	291
<i>Franklin D. Ayala, Melissa Palacios y José M. Iriondo</i>	
15.1. Introducción.....	291
15.2. Materiales y métodos.....	293
15.2.1. Especie y área de estudio.....	293
15.2.2. Diseño experimental	294
15.2.3. Tamaño y estructura espacial de <i>Silene ciliata</i>	294
15.2.4. Información obtenida de las fotografías de cada parcela y efecto de la proximidad a rocas y arbustos a <i>Silene ciliata</i>	295
15.2.5. Interacciones bióticas entre <i>Silene ciliata</i> y <i>Festuca curvifolia</i>	296
15.3. Resultados	296
15.3.1. Estructura espacial de <i>Silene ciliata</i>	296
15.3.2. Estructura de tamaños de <i>Silene ciliata</i>	296
15.3.3. Efectos debidos a la proximidad de arbustos y rocas.....	297
15.3.3.1. <i>Presencia de Silene ciliata</i>	297
15.3.3.2. <i>Tamaño de Silene ciliata</i>	297
15.3.4. Interacciones bióticas entre <i>Silene ciliata</i> y <i>Festuca curvifolia</i>	298
15.3.4.1. <i>Diferencias de funciones O-ring</i>	298
15.3.4.2. <i>Efecto de la densidad</i>	298
15.4. Discusión.....	298
15.4.1. Estructura espacial de <i>Silene ciliata</i>	298
15.4.2. Estructura de tamaños de <i>Silene ciliata</i>	300

15.4.3. Efectos de la proximidad a arbustos y rocas	300
15.4.4. Interacciones bióticas entre <i>Silene ciliata</i> y <i>Festuca curvifolia</i>	301
15.5. Conclusiones	302
16. INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL LOCAL Y DEL GRADIENTE ALTITUDINAL SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE <i>SILENE CILIATA</i> POIRET (CARYOPHYLLACEAE) UNA PLANTA MEDITERRÁNEA DE ALTA MONTAÑA	303
<i>Melissa Palacios, Franklin Ayala y José María Iriondo</i>	
16.1. Introducción	303
16.2. Materiales y métodos	305
16.2.1. Especie de estudio - <i>Silene ciliata</i> Poiret (Caryophyllaceae)	305
16.2.2. Área de estudio	306
16.2.3. Recolección de datos	306
16.2.4. Análisis de dependencia espacial.....	307
16.2.4.1. Dependencia espacial de las plantas reproductivas frente a las plantas vegetativas y de las plantas parasitadas frente a las no parasitadas	307
16.2.4.2. Dependencia espacial del número de flores, inflorescencias y flores dañadas	307
16.2.4.3. Efecto del tamaño de la planta y de la altitud sobre la producción de flores.....	308
16.2.4.4. Dependencia altitudinal de la estructura sexual de la planta	308
16.3. Resultados	309
16.3.1. Dependencia espacial de las plantas reproductivas frente a las plantas vegetativas.....	309
16.3.2. Dependencia espacial del número de flores y de inflorescencias.....	311
16.3.3. Efecto del tamaño de la planta y la altitud sobre la producción de flores	311
16.3.4. Dependencia espacial de las plantas parasitadas frente a las no parasitadas	312
16.3.5. Dependencia espacial del número de flores dañadas por planta	314
16.3.6. Dependencia altitudinal de la estructura sexual de la planta.....	314
16.4. Discusión	314
16.4.1. Dependencia espacial de las plantas con inflorescencia frente a las plantas vegetativas	314
16.4.2. Dependencia espacial del número de flores y de inflorescencias.....	315
16.4.3. Efecto del tamaño de la planta y la altitud sobre la producción de flores	316
16.4.4. Dependencia espacial de los daños	318
16.4.5. Dependencia altitudinal de la estructura sexual de la planta.....	318
BIBLIOGRAFÍA	321

AUTORES

Concepción L. Alados. Instituto Pirenaico de Ecología. (CSIC), Avda. Montañana 1005, P. O. 13034, 50192, Zaragoza, España. E-mail: alados@ipe.csic.es

David Alameda Márquez. Area de Ecología, Universidad de Córdoba, Edificio C-4 "Celestino Mutis", Campus de Rabanales, Ctra. Madrid, Km. 396, 14071 Córdoba; España. dammad4@msn.com

Domingo Alcaraz-Segura. Departamento de Botánica. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. Campus Universitario de Fuente Nueva. 18071 Granada, España y Centro Andaluz para la Evaluación y Seguimiento del Cambio Global-CAESCG. Universidad de Almería, Ctra. Sacramento s/n. Almería, 04120, España. dalcaraz@ugr.es

Franklin D. Ayala Límaco. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n E-28933 Móstoles, España. franklindayala@gmail.com

Joaquín Bedia Jiménez. CIFA – Centro de Investigación y Formación Agrarias. Consejería de Desarrollo Rural, Ganadería, Pesca y Biodiversidad, Gobierno de Cantabria. C/ Héroe 2 de Mayo, 27. 39600 Muriedas, España. joaquin.bedia@unican.es

José Manuel Blanco Moreno. Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Barcelona, Av. Diagonal 643, 08028, Barcelona, España. jmblanco@ub.edu

Juan Busqué Marcos. CIFA – Centro de Investigación y Formación Agrarias. Consejería de Desarrollo Rural, Ganadería, Pesca y Biodiversidad, Gobierno de Cantabria. C/ Héroe 2 de Mayo, 27. 39600 Muriedas, España. juanbusque@cifacantabria.org

Javier Cabello Piñar. Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Centro Andaluz para la Evaluación y Seguimiento del Cambio Global-CAESCG. Universidad de Almería, Ctra. Sacramento s/n. Almería, 04120, España. jcabello@ual.es

Jesús Julio Camarero. ARAID, Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC Avda. Montaña, 1005. 50192 Zaragoza, España. jjcamarero@ipe.csic.es

José Antonio Carreira. Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén, Campus “Las Lagunillas” s/n, Jaén, España. jafuente@ujaen.es

Raquel Casado García. Area de Ecología, Universidad de Córdoba, Edificio C-4 "Celestino Mutis", Campus de Rabanales, Ctra. Madrid, Km. 396, 14071 Córdoba; España. e-mail: bv3casagr@uco.es

Julia Chacón Labella. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n E-28933 Móstoles, España. julia.chacon@urjc.es

Marcelino de la Cruz Rot. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n E-28933 Móstoles, España. marcelino.delacruz@urjc.es

Juan Escós. Departamento de Producción Animal y Tecnología de los Alimentos. EPSH. Universidad de Zaragoza. Carretera de Cuarte s/n. 22071 Huesca, España. jescos@unizar.es

Adrián Escudero. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología, E.S.C.E.T. Universidad Rey Juan Carlos, 28933 Móstoles, Madrid, España. adrian.escudero@urjc.es

Francisco José Ferrer Ferrer. Dpto. de Parasitología, Ecología y Genética. Universidad de La Laguna. La Laguna, España. fjferer@ull.es

Roberto García-Ruíz. Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén, Campus "Las Lagunillas" s/n, Jaén, España. rgarcia@ujaen.es

Rosario G. Gavilán García. Departamento de Biología Vegetal II. Facultad de Farmacia. Universidad Complutense de Madrid. Avda. Complutense s/n. 28040 Madrid. rgavilan@farm.ucm.es

Virgilio Gómez Rubio. Departamento de Matemáticas. Escuela de Ingenieros Industriales de Albacete. Universidad de Castilla-La Mancha Avda. España s/n - 02071 Albacete, España. virgilio.gomez@uclm.es

Victoria González Rodríguez. Area de Ecología, Universidad de Córdoba, Edificio C-4 "Celestino Mutis", Campus de Rabanales, Ctra. Madrid, Km. 396, 14071 Córdoba; España. bv2gorov@uco.es

Alba Gutiérrez Girón. Departamento de Biología Vegetal II. Facultad de Farmacia. Universidad Complutense de Madrid. Avda. Complutense s/n. 28040 Madrid. albaggiron@farm.ucm.es

Elena Granda. Laboratorio Internacional de Cambio Global (LINC-Global). Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC. Serrano 115 Dpdo., 28006, Madrid, España. elena.granda@ccma.csic.es

José M. Iriondo. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n E-28933 Móstoles, España. jose.iriondo@urjc.es

Mostafa Lamrani-Alaoui. Reserva de la Biosfera transcontinental entre Andalucía y Marruecos. mostafa.lamrani@yahoo.fr

Juan Carlos Linares. Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo de Olavide, Ctra. de Utrera s/n, Sevilla, España. jclincal@upo.es

Elisa Liras Laita. Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Centro Andaluz para la Evaluación y Seguimiento del Cambio Global-CAESCG. Universidad de Almería, Ctra. Sacramento s/n. Almería, 04120, España. eliras@ual.es

Antonio López Quílez. Departamento de Estadística e Investigación Operativa. Facultad de Matemáticas. Universidad de Valencia. c/ Dr. Moliner, 50. 46100 Burjassot, España. antonio.lopez@uv.es

Rafael M. Navarro-Cerrillo. Departamento de Ingeniería Forestal, Edificio Leonardo da Vinci, Campus de Rabanales, Ctra. Madrid, Km. 396, 14071 Córdoba, España. irlnacer@uco.es

Juan Pedro de Nicolás Sevillano. Dpto. de Parasitología, Ecología y Genética. Universidad de La Laguna. La Laguna, España. pnicolas@ull.es

Victoria Ochoa. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n E-28933 Móstoles, España. victoria.ochoa@urjc.es

Melissa Palacios Portocarrero. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n E-28933 Móstoles, España. palaciosp.m@gmail.com

José Paruelo. Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección, Facultad de Agronomía e IFEVA. Universidad de Buenos Aires y CONICET. Avda. San Martín, 4453. Buenos Aires, 1417, Argentina. paruelo@ifeva.edu.ar

José Luis Quero. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n E-28933 Móstoles, España. jose.quero@urjc.es

Hugo Saiz. Instituto Pirenaico de Ecología. (CSIC), Avda. Montañana 1005, P. O. 13034, 50192, Zaragoza, España. hsaiz@ipe.csic.es

Santiago Saura Martínez de Toda. Dasometría y Ordenación, Departamento de Economía y Gestión Forestal, E.T.S.I. Montes, Universidad Politécnica de Madrid, Ciudad Universitaria s/n, 28040 Madrid, España. E-mail: santiago.saura@upm.es

Miguel Ángel Sánchez Granero. Área de Geometría y Topología. Universidad de Almería. España. misanche@ual.es

Antonio de los Santos Gómez. Dpto. de Parasitología, Ecología y Genética. Universidad de La Laguna. La Laguna, España. asantos@ull.es

Elena Suárez Bonnet. Área de Ecología, Universidad de Córdoba, Edificio C-4 "Celestino Mutis", Campus de Rabanales, Ctra. Madrid, Km. 396, 14071 Córdoba; España. esuarez@cica.es

Siham Tabik. Departamento de Arquitectura de Computadores. Universidad de Málaga, Campus de Teatinos, Apdo. 4114, 29080, España. stabik@uma.es

Karla Elizabeth Tapia. Instituto de Ecología. Universidad Técnica Particular de Loja.c/ San Cayetano Alto s/n, Loja, Ecuador . ketapia@utpl.edu.ec

María Fernanda Tapia. Instituto de Ecología. Universidad Técnica Particular de Loja.c/ San Cayetano Alto s/n, Loja, Ecuador . mftapia@utpl.edu.ec

José Esteban Torracchi Carrasco. Instituto de Ecología. Universidad Técnica Particular de Loja.c/ San Cayetano Alto s/n, Loja, Ecuador. jstorracchi@utpl.edu.ec

Fernando Valladares. Departamento de Biogeografía y Cambio Global. Museo Nacional de Ciencias Naturales- CSIC. Serrano 115 Dpdo., 28006, Madrid, España. valladares@ccma.csic.es

Rafael Vicuña. Instituto de Ecología. Universidad Técnica Particular de Loja.c/ San Cayetano Alto s/n, Loja, Ecuador . rvicuana@utpl.edu.ec

Rafael Villar. Área de Ecología, Universidad de Córdoba, Edificio C-4 "Celestino Mutis", Campus de Rabanales, Ctra. Madrid, Km. 396, 14071 Córdoba; España. bvlvimor@uco.es

1. Métodos y herramientas para el análisis de la conectividad del paisaje y su integración en los planes de conservación

Santiago Saura Martínez de Toda

Resumen

La conectividad del paisaje, entendida como aquella característica que facilita en mayor o menor medida los flujos ecológicos a través del territorio, se considera hoy en día parte central de las estrategias de conservación de la biodiversidad y una de las mejores respuestas para contribuir a mitigar los efectos negativos de la fragmentación de los hábitats y del cambio climático. En este capítulo se describen los principales enfoques metodológicos disponibles para el análisis de la conectividad del paisaje (índices espaciales sencillos, estructuras de grafos, modelos de poblaciones espacialmente explícitos) y, dentro de éstos, las diversas técnicas y tipos de información utilizables para caracterizar las conexiones entre las teselas de hábitat, haciendo especial énfasis en sus posibilidades de utilización práctica en la conservación de hábitats y especies y en la planificación territorial en escalas amplias. Se discute cómo la conectividad debe ir más allá de la simple evaluación del número de conexiones o regiones conexas, y cómo es conveniente cuantificarla mediante índices desarrollados bajo el concepto de disponibilidad de hábitat a escala de paisaje. Estos índices permiten evaluar separadamente y dentro de un marco analítico integrado las diferentes maneras en que las teselas de hábitat o elementos conectores pueden contribuir al mantenimiento de la conectividad a escala de paisaje. Se revisa en qué casos una alta conectividad puede tener efectos contraproducentes sobre los sistemas ecológicos y los objetivos de conservación, y en cuáles el invertir en la creación o mantenimiento de corredores u otros elementos conectores puede ser menos eficiente que otras alternativas de conservación al alcance del gestor. Se describen las principales herramientas disponibles en forma de aplicaciones informáticas (la mayoría de ellas gratuitas y de reciente desarrollo) para el análisis de la conectividad del paisaje y las prestaciones complementarias y posibles sinergias entre las mismas. Se concluye con un ejemplo de aplicación a un caso de estudio para la identificación y priorización de las zonas críticas para el mantenimiento de la conectividad del hábitat del urogallo a escala regional en Cataluña, ilustrándose su potencial para evaluar la efectividad y posible reforzamiento de las redes de espacios protegidos, así como para orientar las medidas de gestión en las zonas prioritarias identificadas.

1.1. Introducción

1.1.1. *Conectividad del paisaje: concepto e importancia para el funcionamiento de los sistemas ecológicos*

La conectividad del paisaje (también llamada en ocasiones conectividad ecológica) se puede definir como aquella característica del mismo que facilita en mayor o menor medida el movimiento y dispersión de las especies, el intercambio genético, y otros flujos ecológicos a través de las zonas de hábitat existentes en el paisaje (modificado a partir de Taylor *et al.* [1993]). La conectividad determina cuánta superficie de hábitat de la existente en el territorio es realmente accesible y alcanzable para un organismo situado en un punto concreto del mismo. Una mejora de la conectividad se traduce, entre otros efectos, en un incremento de las tasas de intercambio de individuos entre poblaciones, en un aumento de su estabilidad y capacidad de recuperación frente a perturbaciones y de recolonización tras posibles extinciones locales, y en una mejora en su persistencia local y regional (Crooks y Sanjayan 2006).

El mantenimiento y mejora de la conectividad del paisaje se considera hoy en día pieza clave de los esfuerzos para la conservación de la biodiversidad (Crooks y Sanjayan 2006), pudiendo contrarrestar los efectos potencialmente adversos de la fragmentación y facilitar la adaptación de las especies a los cambios en sus áreas de distribución causados por el cambio climático y otros factores (Taylor *et al.* 1993, Hannah *et al.* 2002, Opdam y Wascher 2004, Araújo y Rahbek 2006). Así, son múltiples las iniciativas, planes y legislaciones nacionales e internacionales donde se hace énfasis en la importancia de incorporar criterios de conectividad en la planificación y ordenación territorial y en la conservación de hábitats y especies. Por ejemplo, la reciente Ley 42/2007 del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad está cuajada de referencias a la conectividad, sirviendo de ejemplo el artículo 20, en el que se afirma: “*Las Administraciones Públicas preverán, en su planificación ambiental o en los Planes de Ordenación de los Recursos Naturales, mecanismos para lograr la conectividad ecológica del territorio, estableciendo o restableciendo corredores, en particular entre los espacios protegidos Red Natura 2000 y entre aquellos espacios naturales de singular relevancia para la biodiversidad. Para ello se otorgará un papel prioritario a los cursos fluviales, las vías pecuarias, las áreas de montaña y otros elementos del territorio, lineales y continuos, o que actúan como puntos de enlace, con independencia de que tengan la condición de Espacios Naturales Protegidos*”. Otro ejemplo de especial relevancia es el de la Directiva 92/43/CEE, que tiene como objetivo contribuir a garantizar la biodiversidad mediante la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres mediante una red ecológica europea coherente de zonas especiales de conservación (Red Natura 2000), y que establece por ejemplo en su artículo 10 que “*cuando lo consideren necesario, los Estados miembros, en el marco de sus*

políticas nacionales de ordenación del territorio y de desarrollo y, especialmente, para mejorar la coherencia ecológica de la Red Natura 2000, se esforzarán por fomentar la gestión de los elementos del paisaje que revistan primordial importancia para la fauna y la flora silvestres”, contexto en el cual la conectividad está sin duda llamada a jugar un papel protagonista.

Aunque los estudios empíricos sobre los efectos de la conectividad (o la ausencia de la misma) son notablemente complejos, debido a las grandes escalas espaciales y temporales a las que operan los procesos asociados, son ya numerosas las investigaciones que muestran los beneficios de la conectividad para aspectos tales como el mantenimiento o fomento de la diversidad biológica. En relación con los efectos a corto plazo de la conectividad, se puede citar a modo de ejemplo el estudio de Damschen *et al.* (2006) en paisajes de *Pinus palustris* en EE.UU., donde crearon y analizaron claros en el bosque con una superficie de una hectárea, algunos de ellos aislados y otros conectados con otros claros en el monte. Los muestreos anuales de la vegetación mostraron que fueron los claros con mayor grado de conectividad los que presentaron una mayor riqueza florística, y que dichas diferencias se fueron incrementando progresivamente con el transcurso de los años, debido a los mayores flujos de pólenes y semillas recibidos en las áreas mejor conectadas. Como ejemplo de los efectos a largo plazo de la conectividad del paisaje podemos destacar el estudio de Lindborg y Eriksson (2004), que encontraron que la diversidad de especies en pastizales en Suecia no respondía a los patrones de conectividad actuales pero que sí estaba relacionada positivamente con los que existieron en el paisaje 50 o 100 años atrás, poniendo de manifiesto que el impacto negativo de la pérdida de conectividad se va acumulando lentamente en los paisajes, y que se pueden continuar produciendo pérdidas de poblaciones y especies mucho más allá del momento concreto en el que se producen los cambios en la configuración de los hábitats que las causan.

En general, cuando hablamos de conectividad muchas veces tendemos a pensar en un corredor físico fácilmente diferenciable y reconocible sobre el territorio, habitualmente constituido por una franja más o menos estrecha de vegetación que contacta en sus dos extremos con las zonas de hábitat a conectar; tal puede ser el caso de los bosques de ribera, las vías pecuarias convenientemente restauradas, u otros elementos conectores específicamente desarrollados para tal fin. Aunque tales elementos pueden ser sin duda valiosos, la conectividad va mucho más allá de esa conectividad estructural dirigida y concebida sólo a través de elementos continuos, lineales y nítidamente diferenciados. Los flujos ecológicos se producen también de una manera mucho más difusa a través de la matriz del paisaje (zonas de no hábitat) que, dependiendo de su grado de permeabilidad o resistencia al movimiento, pueden facilitar la dispersión entre distintas áreas de hábitat, ya sea de manera directa o a través de teselas puente o corredores discontinuos, como es el caso de algunos de los mosaicos agroforestales típicos de los medios mediterráneos.

1.1.2. Conectividad estructural y funcional: cómo la conectividad depende de las especies y procesos analizados

La conectividad es y debe medirse en general como un aspecto funcional, es decir, dependiente de las distancias y capacidades de dispersión de las especies analizadas o, en términos más generales, de las características de la propagación o difusión de los flujos ecológicos considerados (Tischendorf y Fahrig 2000, Theobald 2006). En efecto, las especies y procesos presentan distintas capacidades de dispersión y propagación a través del territorio que determinan que un mismo paisaje pueda ser percibido como funcionalmente conexo para una especie de fauna con gran movilidad pero en cambio como altamente fragmentado para otra con capacidades de dispersión más limitadas o más sensible a determinados elementos de la matriz del paisaje que actúen como posibles barreras para su movimiento (Fig. 1.1). Similares consideraciones se aplican a la dispersión del polen y las semillas de la vegetación, dependiendo de las estrategias y del agente dispersor (viento, animales, etc.) o la combinación de los mismos (dispersión primaria y secundaria), así como a otros procesos como la propagación de los incendios forestales de diferente intensidad a través del territorio.

Esta dependencia de la conectividad respecto a la especie o proceso introduce una complejidad adicional en este tipo de análisis, al ser potencialmente muy numerosas las especies (o procesos) de interés en un determinado espacio y escasa la información disponible sobre su dispersión, resultando difícil lidiar con las particularidades de cada una de ellas. Por ello, todavía la planificación operativa considera en algunos casos la conectividad desde un punto de vista estructural, como un enfoque simplificado en el que se tiene en cuenta la configuración y distribución espacial del hábitat en el paisaje sin relacionarla ni con unas capacidades de dispersión ni con una especie o proceso concreto. En este sentido, normalmente se considera que la continuidad física (estructural) del hábitat garantizará la conectividad para las especies menos móviles y más sensibles a los efectos de la fragmentación, y una vez garantizada la posibilidad de dispersión de éstas, se asume que también quedará asegurada para el resto de especies con mayores capacidades de movimiento.

Sin embargo, debe hacerse énfasis en que estos análisis de conectividad estructural son en general excesivamente simplificados y poco realistas desde el punto de vista biológico, y en la necesidad de orientar, siempre que sea posible, los análisis de conectividad y la planificación subsiguiente hacia una visión funcional, por su mayor relevancia ecológica y adecuación a los procesos que realmente están actuando o pueden verse afectados en el paisaje. Habitualmente un análisis de conectividad se centra, como muchos de los planes de conservación en general, en una o pocas especies (o grupos de especies funcionalmente similares), las más amenazadas, emblemáticas o consideradas

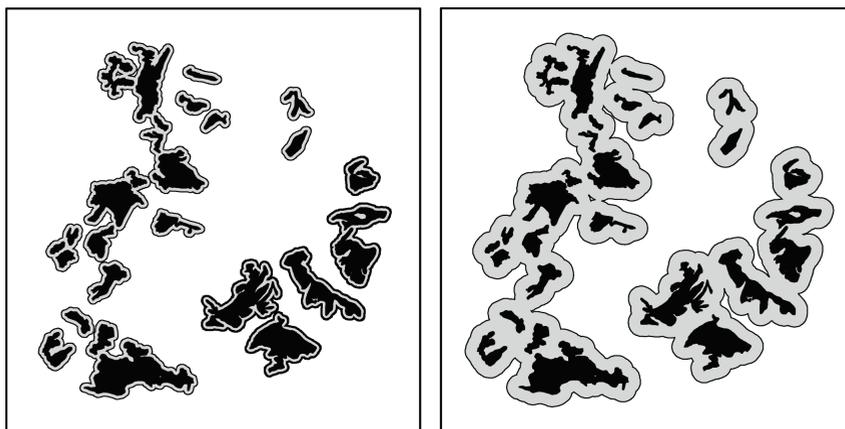


Figura 1.1. Un mismo mosaico de 28 teselas de hábitat (representadas en color negro en la figura) puede ser percibido como más o menos conexo según el alcance de los movimientos de la especie considerada (representado en color gris claro en torno a las teselas que constituyen su hábitat). Para un organismo con bajas capacidades de dispersión (izquierda) la mayoría de las teselas son percibidas como unidades aisladas unas de otras, mientras que para otro capaz de dispersarse mayores distancias (derecha) gran parte de las teselas se encuentran funcionalmente conectadas entre sí. En el caso de la izquierda las teselas de hábitat están distribuidas en 18 componentes diferenciados (siendo un componente un conjunto de unidades de hábitat que se encuentran conectadas entre sí y aisladas del resto del hábitat existente en el paisaje), mientras que en el de la izquierda están agrupadas en tan solo 3 componentes o regiones conexas diferenciadas, dos de las cuales reúnen además la mayor parte del hábitat existente en el paisaje. Eventualmente, para distancias de dispersión todavía mayores, todo el mosaico de teselas sería percibido por la especie como una única unidad de hábitat funcionalmente conexas (componente) sobre la cual se podrían producir sin limitaciones sus movimientos vitales y flujos dispersivos.

como bioindicadoras en la región analizada. En el caso de que el análisis de la conectividad sea considerado relevante para más de una especie o proceso, los resultados serán específicos y posiblemente diferentes para cada uno de ellos, pero se pueden combinar e integrar para identificar las zonas del paisaje más importantes para la conectividad del conjunto y orientar las medidas de planificación y conservación en función de las mismas.

1.2. Principales enfoques y metodologías para el análisis de la conectividad del paisaje

El rápido desarrollo de los métodos cuantitativos en ecología del paisaje, biología de la conservación y otras disciplinas afines proporciona actualmente un gran número de aproximaciones e índices para medir y analizar la conectividad del paisaje (Hanski y Ovaskainen 2000, Moilanen y Nieminen 2002, Calabrese y Fagan 2004, Urban *et al.* 2009, Saura y Rubio 2010). Dentro de esta amplia variedad de enfoques disponibles es posible diferenciar al menos los contemplados en los tres apartados siguientes.

1.2.1. Índices espaciales sencillos

Estos índices pueden calcularse directamente con las prestaciones típicas de los sistemas de información geográfica o mediante algunos programas de amplia difusión (y en ocasión indiscriminada aplicación) para el cálculo de índices de configuración del paisaje tales como Fragstats (McGarigal *et al.* 2002), Patch Analyst o Apack (Mladenoff y DeZonia 2004). La mayoría de estos índices o bien consideran la conectividad desde un punto de vista estructural o bien caracterizan la conectividad funcional de un modo demasiado pobre e indirecto. Tal es el caso de índices como el de la distancia media entre teselas de hábitat, distancia a la tesela de hábitat más próxima (u otras medidas simples de distancias), índices de conectancia, índices de cohesión (Schumaker 1996), o algunos de los índices basados en los buffers en torno a las zonas de hábitat (Moilanen y Nieminen 2002).

1.2.2. Estructuras de grafos

Los grafos son estructuras matemáticas compuestas por un conjunto de nodos y enlaces (que conectan pares de nodos) especialmente adecuadas para realizar análisis de conectividad en distintos tipos de redes (Strogatz 2001, Barabási 2002, Lesne 2006, Pascual y Dunne 2006, Grubestic *et al.* 2008). El gran desarrollo que ha experimentado la teoría de grafos en diversas disciplinas a lo largo de varias décadas brinda potentes herramientas, algoritmos y métricas que se pueden aplicar, con sus debidas adaptaciones, al análisis de la conectividad del paisaje. Los grafos caracterizan el paisaje de una manera espacialmente explícita, permitiendo evaluar la importancia de los elementos individuales para el mantenimiento o fomento de la conectividad del paisaje en su conjunto, por lo que son utilizables para orientar las decisiones de planificación y conservación (Keitt *et al.* 1997, Urban y Keitt 2001, Jordán *et al.* 2003, Pascual-Hortal y Saura 2006, Fall *et al.* 2007, Estrada y Bodin 2008, Minor y Urban 2008, Saura y Rubio 2010). Los grafos pueden modelar y representar el paisaje como un conjunto de teselas o unidades de hábitat interconectadas, lo cual se puede realizar de diferentes maneras dependiendo de los objetivos, escala y nivel de detalle del análisis. Así, los nodos representan las unidades espaciales objeto del análisis, habitualmente teselas de hábitat, aunque pueden corresponder también a otro tipo de unidades delimitadas de acuerdo con criterios espaciales, ecológicos o de gestión (espacios protegidos, tramos o unidades de corta en una ordenación de montes, cuadrículas de un atlas faunístico, etc.). Los nodos se pueden caracterizar mediante un atributo que se considere relevante para el análisis, tal como el área de hábitat, la calidad o adecuación del mismo para una determinada especie, el número de individuos de la misma, etc. Los enlaces representan las relaciones topológicas o conexiones funcionales entre cada par de nodos; la existencia de un enlace implica la capacidad potencial de un organismo para, en mayor o menor grado, dispersarse de manera directa entre los dos nodos (sin necesidad de pasar por otros nodos o unidades de hábitat intermedios). Los enlaces se

pueden caracterizar mediante una probabilidad de dispersión directa, habitualmente obtenida en función de la distancia entre los nodos, ya sea una distancia euclídea (en línea recta) o una distancia efectiva que tenga en cuenta las variables capacidades de dispersión y riesgo de mortalidad de una determinada especie o proceso a través de los diferentes tipos de cubierta presentes en la matriz del paisaje (Adriaensen *et al.* 2003, McRae *et al.* 2008). Estas y otras opciones para caracterizar los enlaces o conexiones entre los nodos del grafo se tratan con más detalle en el apartado 1.4 de este capítulo.

1.2.3. Modelos de poblaciones espacialmente explícitos o de metapoblaciones

Una metapoblación puede definirse como un conjunto de poblaciones locales (que habitan en teselas concretas y diferenciadas) que están relacionadas mediante procesos dinámicos de extinciones locales y recolonizaciones. Los modelos de metapoblaciones o modelos poblacionales espacialmente explícitos (Hanski 1989, 1998, Dunning *et al.* 1995, South 1999, Hanski y Ovaskainen 2000) consideran las dinámicas poblacionales asociadas con las teselas individuales que resultan de procesos de crecimiento demográfico, natalidad, mortalidad, emigración e inmigración, siendo las relaciones de conectividad entre las diferentes teselas cruciales para entender dichas dinámicas. Estos modelos son muy útiles para evaluar por ejemplo si el número de individuos de una determinada población (metapoblación) llegará a situarse, dentro de un horizonte temporal determinado, por debajo del umbral de viabilidad y persistencia en un paisaje y escenario de cambios concreto.

1.2.4. ¿Cuándo usar uno u otro enfoque metodológico?

En general, el uso del primer tipo de índices debería evitarse, excepto para análisis exploratorios y preliminares a refinar y profundizar posteriormente con índices y modelos de los otros dos grupos. Este tipo de índices espaciales sencillos tienen habitualmente un ámbito de aplicación restringido a aplicaciones de tipo descriptivo, y carecen de suficiente potencial para orientar la toma de decisiones en la conservación y planificación territorial.

Los modelos de poblaciones espacialmente explícitos es necesario utilizarlos cuando el análisis de conectividad requiere una evaluación de las dinámicas espaciotemporales de las poblaciones de interés y de su posible distribución y densidad tanto en el conjunto del paisaje como en cada una de las teselas o unidades de hábitat diferenciadas. Si nos referimos sin embargo a la planificación en escalas amplias o al diseño de redes de corredores o espacios protegidos, las decisiones a las que se enfrenta el gestor (tales como decidir qué zona del territorio debe ser conservada con mayor prioridad) no suelen requerir un nivel de detalle tan grande en los procesos biológicos y demográficos como el que ofrecen muchos de estos modelos. Por otro lado, algunos estudios (Minor y Urban 2007, Visconti y Elkin 2009) han mostrado que algunos índices basados en estructuras de grafos

proporcionan resultados muy similares a los de los modelos de poblaciones espacialmente explícitos (más complejos biológicamente) en lo que se refiere a las conclusiones prácticas que son utilizables de cara a la toma de decisiones en la planificación del paisaje (evaluación y priorización de la importancia de los diferentes elementos del paisaje para el mantenimiento o posible mejora de la conectividad ecológica).

Por otro lado, el uso de los modelos de poblaciones espacialmente explícitos puede estar fuertemente condicionado por la gran cantidad de datos de entrada que habitualmente requieren para su parametrización, datos que raramente están disponibles en las aplicaciones relacionadas con los análisis y planes de conservación en escalas amplias, quedando estos modelos más bien limitados a pequeñas extensiones o investigaciones científicas (Calabrese y Fagan 2004, Minor y Urban 2007). Los enfoques e índices de conectividad deben ser pragmáticos y operativos para que sea posible su aplicación más allá del ámbito estrictamente académico, especialmente cuando se pretende que se incorporen de manera práctica en la conservación de hábitats y especies. Para ello se deben basar en datos que estén disponibles habitualmente o se puedan obtener con un coste razonable (Fagan y Calabrese 2006). En este sentido, Calabrese y Fagan (2004) concluyeron que los índices de conectividad basados en estructuras de grafos presentan un buen equilibrio entre el nivel de detalle en la caracterización del paisaje y en los resultados que ofrecen (por un lado), y la cantidad de datos de entrada que requieren para ello (por otro), como se ilustra en la Figura 1.2. Los grafos se consideran por tanto una buena e incluso preferible alternativa a los modelos de poblaciones espacialmente explícitos a efectos de la conservación de especies en paisajes heterogéneos (Minor y Urban 2007).

Sin embargo, y a pesar de las ventajas descritas, los grafos son sólo una estructura de datos e, igual que ocurre con las estructuras de datos vectoriales o matriciales típicas de los sistemas de información geográfica, su uso no es por sí mismo garantía de calidad o adecuación en los resultados obtenidos, dado que se pueden utilizar índices muy diversos y obtener resultados muy diferentes mediante el análisis de las estructuras de grafos. La cuestión clave no es sólo por qué utilizar grafos para modelar el paisaje y analizar su conectividad, sino sobre todo cómo debe medirse y analizarse la conectividad una vez que el paisaje ha sido modelado y representado mediante un grafo (Saura y Rubio 2010), según se aborda en apartados siguientes. Sin duda, el análisis de la conectividad del paisaje presenta particularidades y necesidades específicas que no se ven necesariamente satisfechas por los métodos e índices que, basados en grafos, se han desarrollado en otros ámbitos y disciplinas científicas (Saura y Rubio 2010).

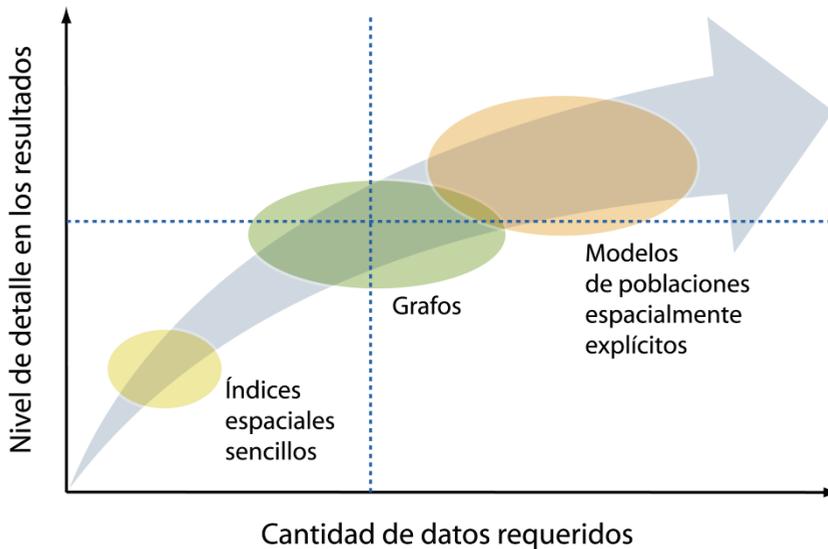


Figura 1.2. Las tres elipses indican la relación entre la cantidad de datos de entrada requeridos (eje de las abscisas) y el nivel de detalle en el análisis y resultados obtenidos (eje de las ordenadas) para los tres principales enfoques metodológicos disponibles para analizar la conectividad del paisaje (véase el apartado 1.2). Las líneas intermitentes indican, a modo ilustrativo, los máximos en la cantidad de información disponible en la práctica para la gestión y conservación en escalas amplias (línea vertical) y en el nivel de detalle en los resultados que habitualmente requieren las aplicaciones relacionadas con la planificación territorial y la conservación del paisaje (línea horizontal). En el punto de intersección de ambas líneas encontramos a las estructuras de grafos, como aquellas que probablemente poseen la mejor relación entre esfuerzo y resultados para los problemas de conservación relacionados con la conectividad del paisaje, al proporcionar una caracterización suficientemente detallada de la conectividad con unos requisitos flexibles y relativamente modestos en cuanto a los datos de entrada (Calabrese y Fagan 2004).

1.3. La conectividad entre y dentro de las teselas: el concepto de disponibilidad de hábitat a escala de paisaje y sus diferentes fracciones

1.3.1. Conectividad: ¿sólo entre las teselas de hábitat?

Una definición ya clásica de la conectividad del paisaje es aquella que afirma que ésta “es el grado en el que el paisaje facilita o dificulta el movimiento entre las teselas de hábitat” (Taylor *et al.* 1993). Sin embargo, por los motivos que veremos a continuación, es conveniente modificar ligeramente esa definición para establecer que la conectividad es “el grado en el que el paisaje facilita o dificulta el movimiento a través de las zonas de hábitat existentes en el paisaje”, más similar a la presentada al principio de este capítulo. Aunque la diferencia pueda parecer de matiz, en la práctica la primera definición puede dar pie a

pensar que la conectividad sólo comprende y sólo debe medir el movimiento entre las teselas de hábitat. De acuerdo con esta concepción, un índice que podría cuantificarla sería por ejemplo el número de conexiones o corredores existentes entre las teselas de hábitat, de manera que cuanto más abundantes fueran estas conexiones, mayor sería la conectividad del paisaje. Sin embargo, tal forma de medirla sería errónea y daría lugar a diversos equívocos cuando consideramos los cambios en los propios patrones espaciales de los hábitats ya que, de hecho, para que las conexiones entre teselas sean abundantes es necesario que primero se haya producido con suficiente intensidad un proceso de fragmentación que haya generado diversas teselas diferenciadas tras la degradación del

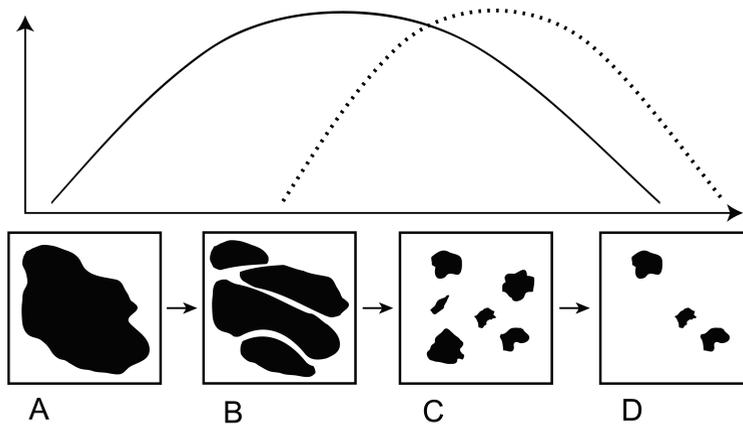


Figura 1.3. En la parte inferior se muestra la progresión típica de un proceso de pérdida de hábitat y conectividad (las teselas de hábitat se representan en color negro), y en la parte superior, a modo indicativo, la pauta habitual de variación del número de conexiones entre teselas (curva con trazo continuo) y del número de componentes (curva con trazo discontinuo) a lo largo de dicho proceso. En las primeras fases se van generando, a partir de una única tesela continua y plenamente conexa (A), una serie de teselas diferenciadas e inicialmente próximas y eventualmente conectadas entre sí (B), con lo que aumenta tanto el número de teselas como el número de conexiones entre las mismas, mientras que todo el hábitat se mantiene todavía reunido en un único componente funcionalmente conexo. En fases posteriores se van perdiendo algunas de las conexiones entre teselas, ya sea como consecuencia de la mayor distancia entre las mismas o de una mayor intensificación y pérdida de permeabilidad de la matriz del paisaje que dificulta el movimiento entre las diferentes zonas de hábitat, con lo que aumenta el número de componentes diferenciados (C). Más adelante se continúa reduciendo el número de conexiones pero, adicionalmente, la pérdida de algunas de las teselas o fragmentos de hábitat completos que se encontraban ya aislados (D) conlleva que la tendencia de variación en el número de componentes se invierta para disminuir también en las últimas fases de este proceso. Esta evolución no monótona hace que ni el número de conexiones ni el de componentes (ni otros índices aquejados de circunstancias similares) sean adecuados como índices de conectividad, ya que indican tendencias opuestas a lo largo de las distintas fases del proceso en el que va produciendo la pérdida de la misma. Esto no ocurre con los índices basados en el concepto de disponibilidad de hábitat a escala de paisaje (ver apartados 1.3.2 y 1.3.3), que siempre disminuyen en mayor o menor medida a lo largo de este gradiente de cambios en el hábitat y paisaje.

hábitat que originalmente se encontraba formando una única tesela continua con un máximo de conectividad (Tischendorf y Fahrig 2000, Pascual-Hortal y Saura 2006), como se muestra en la Figura 1.3. Es obvio que las conexiones entre las teselas o unidades de hábitat deben considerarse a la hora de evaluar cualquier índice de conectividad, pero éstas no deben ser el único ingrediente de un índice que pretenda usarse con éxito en la conservación y el seguimiento de los cambios en los ecosistemas, sino que deben contemplarse y desarrollarse dentro de una perspectiva más amplia, tal y como se trata en el apartado siguiente.

1.3.2. Medición de la disponibilidad de hábitat a escala de paisaje

En efecto, muchos de los índices disponibles presentan diferentes debilidades a la hora de priorizar las zonas más importantes para el mantenimiento de la conectividad del paisaje, y no cumplen las expectativas y requisitos deseables para su aplicación efectiva a la toma de decisiones, con la excepción de algunos índices como el índice integral de conectividad (IIC) o la probabilidad de conectividad (PC), desarrollados bajo el concepto de disponibilidad de hábitat a escala de paisaje (Pascual-Hortal y Saura 2006, Saura y Pascual-Hortal 2007). Análisis recientes (Pascual-Hortal y Saura 2006, Saura y Rubio 2010) muestran que la conectividad debe considerarse y evaluarse dentro de este marco conceptual para poder ser integrada con éxito en los planes de conservación y en la evaluación de los cambios en los ecosistemas.

El concepto de disponibilidad de hábitat se basa en considerar una tesela en sí misma como un espacio en el que existe conectividad (tanto más cuanto mayor sea su área o calidad de hábitat) e integrar en una única medida el área conexas existente dentro de las teselas (*intrapatch connectivity*) con el área de hábitat que está disponible (que es alcanzable) a través de las conexiones con otras teselas (*interpatch connectivity*) (Pascual-Hortal y Saura 2006, Saura y Rubio 2010). La disponibilidad de hábitat para una determinada especie u organismo será baja si las teselas de hábitat se encuentran aisladas unas de otras, pero también si el hábitat es muy escaso aunque las teselas estén fuertemente conectadas entre sí. Por ejemplo, el paisaje A de la Figura 1.4 sería considerado por algunos índices como más conexo que el paisaje B, dado que A presenta un mayor número de conexiones entre las teselas de hábitat (en A todas ellas están interconectadas en un único componente o región conexas), mientras que en B las dos únicas teselas de hábitat que existen se encuentran completamente aisladas una de la otra en dos componentes diferenciados. Sin embargo, tal conclusión sería errónea y podría dar pie a medidas contraproducentes, dado que sólo una de las teselas aisladas del paisaje B proporciona mucha más área conexas (dentro de la propia tesela) que todas las teselas de hábitat del paisaje A juntas, independientemente de lo fuertemente conectadas que estén entre sí estas últimas (Fig. 1.4). De hecho, el paisaje A podría ser el resultado de un fuerte proceso de

pérdida de hábitat y fragmentación en sólo una de las dos grandes teselas del paisaje B. Muchos índices que no están basados en el concepto de la disponibilidad de hábitat a escala de paisaje yerran a la hora de informar y orientar las medidas de conservación y gestión, al indicar que la pérdida de una sola de las pequeñas de las teselas del paisaje A es más perjudicial para la conectividad del hábitat que la pérdida de una de las grandes teselas de hábitat del paisaje B, simplemente porque en el primer caso se reducen el número de conexiones o enlaces existentes en el paisaje, cosa que no ocurre en el segundo (Pascual-Hortal y Saura 2006, Saura y Pascual-Hortal 2007).

1.3.3. Los índices de conectividad IIC y PC

Los índices desarrollados bajo esta perspectiva conceptual (disponibilidad de hábitat a escala de paisaje) son el índice integral de conectividad (IIC) y el índice de la probabilidad de conectividad (PC), ambos calculados sobre estructuras de grafos. La diferencia entre ellos estriba en que mientras el índice IIC está basado en grafos no ponderados y un modelo binario de conectividad (es decir, cada par de teselas están simplemente conectadas o no conectadas, sin modulación intermedia de la fuerza o frecuencia de dicha conexión), PC se calcula sobre grafos ponderados y un modelo probabilístico de conectividad (en el que cada conexión entre dos teselas queda caracterizada por una determinada probabilidad de movimiento o dispersión entre las mismas). El índice PC en concreto se define como la probabilidad de que dos puntos ubicados al azar dentro del paisaje queden situados en zonas de hábitat interconectadas entre sí, para un conjunto de teselas de hábitat y de enlaces (conexiones) entre ellas existente en el paisaje (Saura y Pascual-Hortal 2007), lo que puede ocurrir tanto si esos dos puntos caen dentro de una misma tesela de hábitat como si se sitúan en dos teselas diferenciadas pero con una fuerte conexión funcional entre ellas. Para

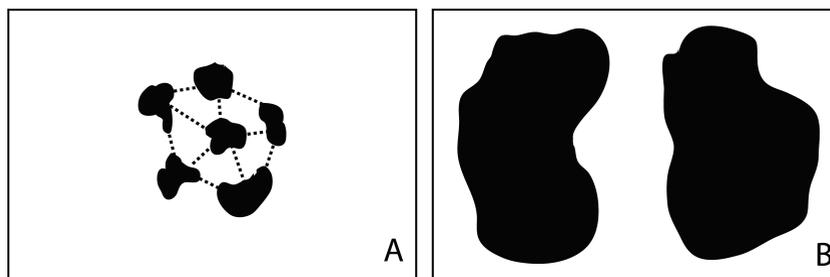


Figura 1.4. Representación de dos hipotéticos paisajes (A y B) para ilustrar el concepto de disponibilidad de hábitat a escala de paisaje y las posibles limitaciones de algunos de los índices habitualmente utilizados para valorar la conectividad ecológica, según se describe en el apartado 1.3.2. Las teselas de hábitat se muestran en color negro y las conexiones o enlaces entre las mismas están representados por las líneas discontinuas. Adaptado de Saura (2008).

una determinada cantidad de hábitat en el paisaje, los valores de IIC y PC serán máximos cuando todo el hábitat esté agrupado en una única tesela (ninguna fragmentación), o cuando el hábitat esté dividido en teselas diferenciadas pero exista un máximo grado de conectividad entre todos los pares de teselas de hábitat. Tanto IIC como PC son índices topocológicos, en el sentido de que tienen en cuenta los atributos intrínsecos de las teselas considerados relevantes para el análisis de conectividad (ya sea el área de hábitat u otros atributos como calidad del hábitat, probabilidad de ocurrencia, índice de adecuación o densidad poblacional de una determinada especie) junto con las relaciones topológicas entre las diferentes teselas dentro de las redes de conectividad (como se tratará con más detalle en el apartado siguiente). En Pascual-Hortal y Saura (2006) y Saura y Pascual-Hortal (2007) se pueden encontrar más detalles sobre las fórmulas, propiedades, ventajas y forma de interpretación de IIC y PC respectivamente.

Estos índices se han desarrollado y son especialmente adecuados para la identificación y priorización de los elementos del paisaje (teselas de hábitat y elementos conectores) por su contribución a la conectividad y disponibilidad de hábitat en el paisaje, lo que se puede obtener calculando el porcentaje de variación en el índice PC (dPC_k) causado por la eliminación del paisaje de cada uno de esos elementos individuales (o de manera análoga para IIC), de acuerdo con la siguiente expresión (Keitt *et al.* 1997, Urban y Keitt 2001, Saura y Pascual-Hortal 2007):

$$dPC_k = 100 \cdot \frac{PC - PC_{elim,k}}{PC}$$

donde dPC_k es la importancia del elemento k para el mantenimiento de la conectividad y disponibilidad de hábitat en el paisaje según este índice, PC es el valor del índice en el paisaje original (antes de la eliminación de ningún elemento), y $PC_{elim,k}$ es el valor del índice tras la eliminación del elemento k . El cálculo de dPC_k (o de su análogo $dIIC_k$, dependiendo del modelo de conectividad utilizado) para cada uno de los elementos del paisaje permite priorizar e identificar las zonas de hábitat más críticas para el mantenimiento de la conectividad ecológica; es decir, aquellas en las que la pérdida o deterioro del hábitat tendría un impacto más negativo sobre la conectividad del conjunto del paisaje. De esta forma se pueden integrar en la planificación este tipo de consideraciones, orientando la asignación de usos y la planificación de actuaciones hacia una gestión del territorio y sus hábitats más acorde con los objetivos ecológicos perseguidos, y maximizando la efectividad de las actuaciones de conservación previstas al focalizarlas en aquellas zonas más críticas para la conectividad del conjunto. El mismo procedimiento se puede aplicar para el caso de medidas de reforestación o restauración del hábitat que añadan al paisaje nuevos elementos favorables para la disponibilidad y conectividad del

hábitat, cuya contribución relativa se evaluaría e interpretaría también de manera análoga mediante dPC_k o $dIIC_k$.

1.3.4. Las diferentes maneras en las que una tesela puede contribuir a la conectividad y disponibilidad de hábitat en el paisaje

Las teselas de hábitat pueden jugar diferentes papeles dentro del mosaico del paisaje y las redes de conexiones que en él se establecen. No sólo sirven como zonas de refugio, alimentación o reproducción, sino que también funcionan como puntos desde los que se producen (y reciben) flujos de dispersión hacia otras teselas de hábitat, y actúan como teselas puente o puntos de paso (*stepping stones*) que, incluso cuando puedan no ser el destino final de los flujos de dispersión, facilitan la dispersión y el intercambio de genes e individuos entre otras unidades de hábitat más distantes. Dentro de un mismo paisaje, y aun tratándose de una misma especie, las diferentes teselas tendrán funciones diferenciadas dependiendo de sus características intrínsecas y de su posición topológica dentro de las redes de conectividad (Saura y Rubio 2010).

En este sentido, los índices de disponibilidad de hábitat IIC y PC pueden dividirse en tres fracciones que cuantifican las diferentes maneras en las que un determinado elemento k del paisaje (tal como una tesela de hábitat o un corredor) puede contribuir a la conectividad global del paisaje (Saura 2008, Saura y Rubio 2010). De esta manera, el valor de dPC_k (ver apartado anterior) quedaría desglosado de acuerdo a la siguiente expresión (sería totalmente análogo para el caso del índice IIC):

$$dPC_k = dPCintra_k + dPCflux_k + dPCconnector_k$$

$dPCintra_k$ es la contribución de la tesela k en términos del área (o calidad) de hábitat disponible en su interior (*intrapatch connectivity*). Esta fracción es completamente independiente de la posición topológica de k dentro del paisaje y de la intensidad de las conexiones entre las diferentes teselas, no depende de las capacidades de dispersión de las especies y tendría el mismo valor aunque k estuviera completamente aislada.

$dPCflux_k$ corresponde al flujo de dispersión (ponderado por el área u otro atributo utilizado para caracterizar las teselas de hábitat) recibido u originado a través de las conexiones de la tesela k con el resto de teselas de hábitat presentes en el paisaje, siendo k el origen o destino de dichas conexiones y flujos de dispersión. En el caso de trabajar con flujos de dispersión asimétricos (ver apartado 1.4.4), se podría desglosar esta fracción diferenciando entre el flujo que parte de una tesela y el recibido por la misma. Esta fracción depende tanto del atributo de la tesela como de su posición en el paisaje respecto al resto de teselas (*interpatch connectivity*). $dPCflux_k$ refleja lo bien conectado que está k con el resto

del hábitat existente en el paisaje, pero no la importancia de k para mantener los flujos y conexiones entre otras zonas de hábitat, aspecto que cuantifica la siguiente fracción.

$dPCconnector_k$ evalúa la contribución de la tesela k como elemento conector o tesela puente (*stepping stone*) entre el resto de teselas de hábitat del paisaje. Es decir, mide en qué medida k facilita los flujos dispersivos que no tienen su origen ni destino en k pero que sí son potenciados y pasan a través de k . Esta fracción es independiente del área o cualquier otro atributo local de la tesela k y tan solo depende de su posición topológica en el mosaico territorial.

Estas tres fracciones se derivan de un mismo marco conceptual, se miden en las mismas unidades y pueden ser comparadas y sumadas directamente. Ello supone una importante ventaja frente a otros conjuntos de índices, habitualmente heterogéneos y con muy diferentes características y unidades, que se han propuesto previamente para evaluar las diferentes funciones de las teselas de hábitat y los elementos del paisaje, tal y como se describe en Saura y Rubio (2010).

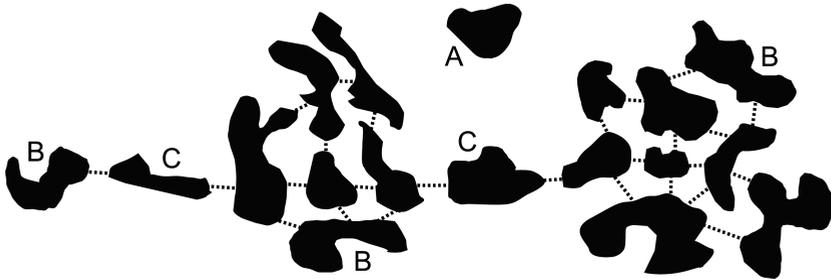


Figura 1.5. Un ejemplo sencillo de paisaje para ilustrar los diferentes papeles que pueden jugar las teselas de hábitat atendiendo a la manera en que contribuyen a la conectividad y disponibilidad de hábitat a escala de paisaje. Las teselas de hábitat están representadas en color negro, mientras que las conexiones entre las mismas se indican mediante líneas discontinuas. La tesela A es una tesela aislada (sin conexión con ninguna otra tesela del paisaje) y que por tanto contribuye sólo mediante la fracción intra. Las teselas B contribuyen tanto con la fracción intra como con la flux (al estar conectadas y recibir un determinado flujo de dispersión de otras teselas del paisaje) pero no mediante la fracción conector. Las teselas C contribuyen, además de mediante las fracciones intra y flux, también mediante la fracción conector, al jugar un papel de tesela puente o elemento conector entre otras teselas de hábitat. Dentro de las dos teselas C, la tesela de la derecha presenta un valor mayor de la fracción conector, ya que su pérdida dejaría dividido el hábitat en dos mitades aisladas entre sí, mientras que la pérdida de la tesela C de la izquierda sólo dejaría aislada una de las muchas teselas existentes en el paisaje. Los ejemplos de las teselas indicados en esta figura no son exhaustivos, y el resto de teselas que no tienen una letra explícitamente asignada también corresponden a las tipologías B o C.

Cada una de las teselas de hábitat del paisaje aportará una mayor o menor dPC_k procedente de una o más de estas tres fracciones (Fig. 1.5), dependiendo de sus características intrínsecas (atributo de los nodos) y de su posición topológica dentro del paisaje (Saura y Rubio 2010). Cuando una tesela de hábitat esté completamente aislada tan solo contribuirá a la conectividad global a través de la fracción dPC_{intra} ; cuando una tesela esté conectada en cierto grado a otras teselas del paisaje, contribuirá con las fracciones dPC_{intra} y dPC_{flux} y, en función de su posición en el paisaje, si actúa como tesela puente, también contribuirá con la fracción $dPC_{connector}$ (Fig. 1.5). Los elementos conectores (conexiones, enlaces) que facilitan los flujos ecológicos pero que no contienen en sí mismos ningún área de hábitat (tales como podrían ser los corredores o matrices del paisaje más o menos permeables) sólo contribuyen al valor de dPC_k mediante la fracción $dPC_{connector}$.

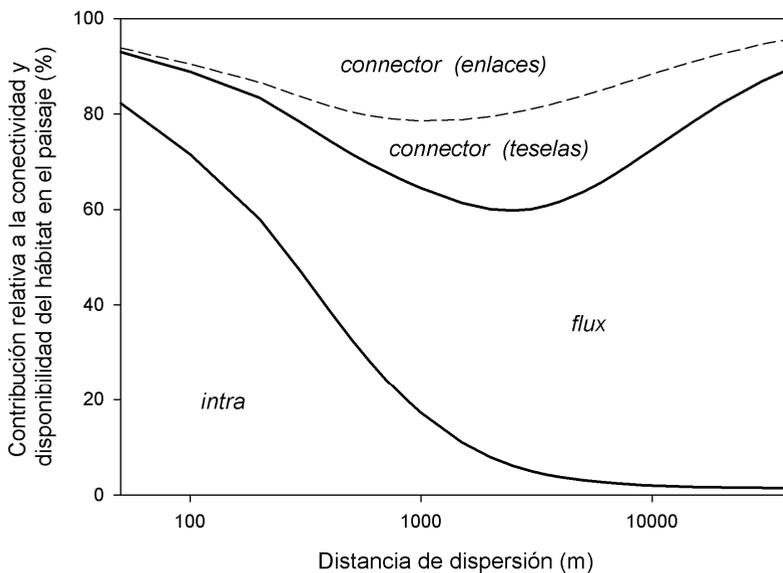


Figura 1.6. Contribución relativa de cada una de las tres fracciones del índice PC a la conectividad y disponibilidad de hábitat en el paisaje en función de la distancia de dispersión para el conjunto de teselas correspondiente a los bosques mixtos de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* en la provincia de Lleida, uno de los hábitats definidos y delimitados en esta provincia para el estudio de la biodiversidad dentro del Tercer Inventario Forestal Nacional (Ministerio de Medio Ambiente 2005). La fracción *intra* domina en distancias de dispersión cortas y la fracción *flux* en distancias de dispersión grandes, mientras que la mayor contribución de la fracción *connector* se obtiene, tanto para las teselas como para los enlaces o conexiones, para valores intermedios de la distancia de dispersión, según se describe en el apartado 1.3.4. Las pautas generales de variación de la contribución de las tres fracciones con la distancia de dispersión son similares en otros hábitats distintos de este utilizado aquí como ejemplo. Figura adaptada de Saura y Rubio (2010).

La contribución relativa de cada una de estas tres fracciones a la conectividad y disponibilidad de hábitat en el conjunto del paisaje, así como el papel predominante jugado por cada una de las teselas de hábitat, variará dependiendo de las características de la dispersión de las diferentes especies (Fig. 1.6). Para organismos con una movilidad baja, la cantidad y calidad de hábitat existente dentro de la propia tesela en la que se encuentran situados (fracción *intra*) será mucho más importante que las características o configuración del resto de teselas de hábitat, dado que éstas estarán débilmente conectadas y serán difícilmente alcanzables por dichos organismos. En el caso contrario, para especies con grandes capacidades de dispersión, las características del hábitat de una determinada tesela serán irrelevantes para determinar la disponibilidad de hábitat total para sus individuos, ya que éstos pueden moverse fácilmente por el paisaje y alcanzar cualquier otra unidad de hábitat de manera directa, sin necesidad de teselas puente o elementos conectores que faciliten su dispersión (domina la fracción *flux*, siendo baja la contribución de *intra* y *connector*) (Fig. 1.6). Es a distancias de dispersión intermedias (en relación con el patrón y configuración espacial del hábitat en el paisaje) cuando la pérdida de una determinada tesela o corredor puede tener un impacto mayor en la capacidad de las especies de alcanzar otras teselas de hábitat, como indica una alta contribución de la fracción *connector* (Fig. 1.6). En este caso, los organismos no pueden moverse de manera directa a cualquier otra tesela de hábitat en el paisaje, pero sí pueden dispersarse más fácilmente a algunas otras teselas cercanas que sirvan de elementos puente (*stepping stones*) o corredores discontinuos y hagan posible en última instancia alcanzar una mayor proporción del hábitat total existente en el paisaje mediante sucesivos pasos de unas teselas a otras (Saura y Rubio 2010).

1.4. Caracterización de las conexiones entre las teselas

Sea uno u otro el enfoque metodológico y el índice seleccionado para analizar la conectividad del paisaje, será necesario caracterizar la fuerza, intensidad de flujo o frecuencia de uso de las posibles conexiones entre las unidades de hábitat diferenciadas en el paisaje. Ello es válido tanto para los modelos de poblaciones espacialmente explícitos como para los basados en estructuras de grafos (entre otros), y en la mayoría de los casos los enfoques e índices correspondientes se pueden adaptar y aplicar bajo distintas formas de caracterización de las conexiones entre las teselas, dependiendo de los objetivos del análisis, de la escala espacial y temporal contemplada y del nivel de detalle en la información biológica y espacial disponible. A continuación se describen brevemente las distintas maneras y fuentes de información que se pueden utilizar para tal fin, ordenadas aproximadamente de menor a mayor complejidad, aun siendo conscientes de que no es una lista exhaustiva y de que en algunos casos se pueden (o incluso se deben) combinar más de uno de los enfoques descritos.

1.4.1. Distancias euclídeas

Las distancias euclídeas (en línea recta) entre las unidades de hábitat han sido ampliamente utilizadas, por su simplicidad y fácil e intuitiva interpretación, en una gran variedad de estudios relacionados con la conectividad del paisaje, desde índices de conectividad considerablemente sencillos (Moilanen y Nieminen 2002) hasta otros basados en estructuras de grafos (Keitt *et al.* 1997, Bodin y Norberg 2007, Pascual-Hortal y Saura 2008a) o en modelos de metapoblaciones de diferente naturaleza y complejidad (Hanski 1989, Hanski y Ovaskainen 2000). También han sido la base de múltiples estudios (tanto teóricos como empíricos) que han contribuido a explicar la diferenciación genética entre diferentes poblaciones o subpoblaciones en función de la distancia geográfica que las separa (Wright 1943, Pogson *et al.* 2001, Neel 2008).

La distancia euclídea se puede calcular desde el centroide o desde el borde de las unidades de hábitat consideradas. La primera modalidad es más rápida desde el punto de vista computacional, mientras que la segunda resulta más aconsejable en muchos casos, especialmente teniendo en cuenta que el centroide de algunas teselas poco compactas puede quedar situado incluso fuera de su propio contorno. En el caso de utilizar las distancias entre centroides se estará suponiendo que el coste de desplazamiento es el mismo a través de las zonas de hábitat que a través de las de no hábitat (matriz del paisaje), mientras que en el caso de las distancias de borde a borde se asume que los movimientos dentro del hábitat son totalmente factibles sin coste alguno (o con un coste despreciable en comparación con los realizados por el resto del territorio correspondiente a las zonas de no hábitat).

Para dotar de una perspectiva funcional y dependiente de las especies a la caracterización de la conectividad realizada a partir de este tipo de distancias, es necesario contar con una estimación de las capacidades de movimiento de las especies consideradas, habitualmente una distancia de dispersión media, mediana o máxima, expresada en las mismas unidades que la propia distancia euclídea. Así, esas capacidades de dispersión se comparan con la distancia que separa cada par de teselas para evaluar la existencia o ausencia de conexiones (en el caso del modelo binario, ver apartado 1.3.3) o la mayor o menor probabilidad de movimiento a lo largo de las mismas (en el caso de un modelo probabilístico, ver apartado 1.3.3). La información necesaria para estimar estas distancias de dispersión se puede obtener de artículos científicos y otro tipo de publicaciones en las que se han descrito los movimientos dispersivos de las especies de interés, a partir de revisiones más o menos amplias de estos estudios (Sutherland *et al.* 2000, Bowman *et al.* 2002), o a partir de otras técnicas de medición directa de los movimientos de los individuos, tales como radioseguimiento, métodos de marcaje-recaptura o técnicas de análisis genético, según se describe en los apartados 1.4.6 y 1.4.7.

Una de las principales limitaciones del uso de distancias euclídeas en los modelos de conectividad es que con ellas se considera homogénea la matriz del paisaje (entendiendo por tal el conjunto de zonas distintas del propio hábitat de la especie), sin tener en cuenta la mayor o menor permeabilidad o facilidad de movimiento a través de los distintos elementos del paisaje y tipos de cubierta. Esta simplificación no será aconsejable cuando la especie considerada sea sensible y vea limitada su capacidad de movimiento en función de las características de la matriz y ésta sea a su vez suficientemente heterogénea a lo largo del territorio estudiado, lo que será frecuentemente el caso dadas las amplias escalas espaciales en las que operan y suelen estudiarse los procesos relacionados con la conectividad. Existen modelos más completos que incorporan de manera explícita la heterogeneidad de la matriz del paisaje en los análisis de conectividad, tal y como se describe en los dos apartados siguientes.

1.4.2. Distancias de mínimo coste: una primera aproximación para considerar el efecto de la variable permeabilidad de la matriz del paisaje

Una de las aproximaciones más extendidas en el ámbito del análisis de la conectividad consiste en la identificación de los caminos de mínimo coste a través de una superficie de fricción (también denominada superficie de resistencia). Esta superficie representa la mayor o menor permeabilidad de la matriz al movimiento de las especies o procesos estudiados, en función de las características consideradas relevantes a tal efecto, tales como los tipos de cubierta o usos del suelo, la topografía, el grado de influencia antrópica, la presencia o no de infraestructuras viarias u otras posibles barreras, etc. (Ferrerías 2001, Adriaensen *et al.* 2003, Chardon *et al.* 2003, Broquet *et al.* 2006, Theobald 2006, Driessen *et al.* 2007). A cada celda (píxel) de dicha superficie de fricción se le asigna un valor que representa el esfuerzo, coste energético, aversión o riesgo de mortalidad en el movimiento de un determinado organismo a través de una determinada zona del paisaje, asignándose los valores de fricción más bajos (habitualmente iguales a la unidad) a las zonas de hábitat de mejor calidad y valores crecientes a medida que las características de la zona considerada divergen en mayor medida de las más adecuadas para la especie. A partir de dicha superficie se calcula el camino de menor coste entre las unidades de hábitat, siendo el coste la suma de los valores de fricción de todas las celdas por las que se debe transitar a través de la matriz del paisaje para alcanzar una determinada unidad de hábitat a partir de un determinado punto de inicio. Al coste acumulado a lo largo de dicho camino mínimo se le denomina distancia efectiva, que en general no coincidirá con la euclídea, aunque dependiendo de los casos puede haber una correlación más o menos alta entre ambos tipos de distancia. Debe tenerse en cuenta que los caminos de coste mínimo no pretenden ser una predicción del movimiento de una especie, sino que más bien identifican potenciales rutas de movimiento propicias en términos de bajo esfuerzo o mortalidad.

Son numerosos los autores que han mostrado el mejor rendimiento de las distancias efectivas en comparación con las euclídeas en diferentes casos de estudio (Chardon *et al.* 2003, Sutcliffe *et al.* 2003, Verbeylen *et al.* 2003, Coulon *et al.* 2004). A pesar de sus demostradas ventajas y mayor grado de detalle en la caracterización de las conexiones entre las teselas en comparación con las distancias en línea recta, los modelos y caminos de coste mínimo no están exentos de algunas limitaciones y problemas, entre las que se pueden citar los siguientes:

- *Incertidumbre o posible arbitrariedad en la asignación de los valores de fricción a través de la matriz del paisaje.* Si la estimación de las distancias medias o máximas de dispersión (según se discutía como necesario para los modelos basados en las distancias euclídeas) no está exenta de incertidumbres y, para algunas especies, de notables carencias de información suficientemente contrastada, aún más marcadas pueden ser estas carencias a la hora de asignar los valores de fricción en las superficies de resistencia, que a la postre son los que determinan los resultados obtenidos mediante un análisis de este tipo. En general, al margen de poder acudir a publicaciones científicas donde se haya estudiado y propuesto la asignación de valores de fricción para determinadas especies y paisajes (ver referencias anteriores), el procedimiento más habitual consiste en recurrir al conocimiento experto, mediante el cual especialistas en la especie tratada y sus mecanismos de desplazamiento y dispersión valoran en una escala creciente su mayor o menor facilidad de movimiento a través de diferentes tipos de matriz del paisaje. A pesar de que es un enfoque razonable en muchos casos, la experiencia demuestra que en ocasiones los valores de fricción resultantes de las valoraciones de distintos expertos tienden a diferir notablemente, por lo que sería aconsejable contar con procedimientos que eliminaran o al menos redujeran la subjetividad y posible arbitrariedad en la determinación de estos valores. Una de las propuestas realizadas en este sentido consiste en utilizar los valores de adecuación del hábitat o de probabilidad de aparición de una especie, proporcionados por los modelos de distribución de hábitat, para estimar mediante una función inversa de éstos los valores de fricción a emplear en los análisis de distancias efectivas (Ferrerías 2001, Chetkiewicz *et al.* 2006, O'Brien *et al.* 2006, Beier *et al.* 2008). Aunque tal método no está exento de simplificaciones (se asume que los animales eligen las zonas para dispersarse de la misma manera que seleccionan las zonas que constituyen su hábitat), representa una forma de avanzar hacia una representación continua del paisaje (e.g. Fischer y Lindenmayer 2006), en la que no se establece una diferenciación drástica entre el hábitat y la matriz, sino que se modela conjuntamente todo el paisaje de manera que cualquier punto del mismo es (o puede ser) a la vez hábitat y cauce de dispersión en un determinado grado.

- *Posible deficiente representación de elementos lineales en las superficies de fricción.* Los elementos lineales, ya sean potenciales facilitadores del movimiento (bosques de ribera, vías pecuarias convenientemente restauradas que actúan como conductores

inmersos en medios circundantes más inhóspitos, etc.) o sobre todo posibles barreras (frecuentemente infraestructuras viarias), son parte fundamental y foco de muchos de los análisis de conectividad del paisaje. Por ello, es crucial que estos elementos estén adecuadamente recogidos y representados en las superficies de fricción que nutren los análisis de las distancias efectivas. Los procesos de conversión del formato vectorial (en el que mayoritariamente se encuentran representados estos elementos lineales) al formato matricial o ráster (requerido para el cálculo de los caminos de coste mínimo sobre las superficies de fricción) deben realizarse de una manera especialmente cuidadosa y con especificaciones adaptadas a las necesidades de este tipo de estudios, para evitar discontinuidades o huecos que anulen el efecto barrera o conductor de estos elementos al aplicar los caminos de coste mínimo, tal y como tratan por ejemplo Adriaensen *et al.* (2003).

- *Gran coste computacional.* Dependiendo de la extensión de la zona estudiada, la resolución espacial de la superficie de fricción y el número de unidades de hábitat diferenciadas, puede ser inviable computacionalmente calcular las distancias efectivas entre todas esas unidades. En general no es posible realizar un análisis de este tipo cuando se tratan paisajes compuestos por algunos miles de unidades de hábitat (Urban *et al.* 2009).

- *Los caminos de coste mínimo son los óptimos o menos malos, pero ¿son realmente buenos?* Como resultado de este tipo de modelos se identifican los caminos de menor coste y las distancias efectivas entre cada par de unidades de hábitat. Sin embargo, se suele carecer de información que nos permita estimar en qué medida esos caminos de coste mínimo, aun siendo los mejores disponibles en el paisaje, son de suficiente calidad y realmente practicables a efectos de permitir el intercambio de individuos y genes. La conectividad entre dos teselas podría estar tan limitada que incluso el camino de menor coste disponible entre ellas pudiera ser inutilizable a efectos de proporcionar algún grado de conectividad efectiva, con lo que es difícil decidir si invertir esfuerzos en la conservación o posible mejora de esos caminos es realmente eficiente en alguna medida desde el punto de vista de su rentabilidad económica comparada con otras alternativas de conservación (véase el apartado 1.5.2). Con las distancias efectivas resulta más complicado que con las euclídeas realizar la conversión de sus valores para cuantificar la facilidad o probabilidad de dispersión a través de una determinada conexión.

Existen otras dos limitaciones o problemas a considerar en relación con los modelos de coste mínimo que se tratan en el siguiente apartado junto con enfoques propuestos recientemente para solventarlas total o parcialmente.

1.4.3. Más allá de los caminos de mínimo coste en la evaluación de las distancias efectivas a través de la matriz del paisaje

Los habituales modelos de conectividad basados en los caminos de mínimo coste, a pesar de sus ventajas y popularidad, se basan en algunos supuestos simplificados que en ciertos casos pueden ser insuficientes para caracterizar convenientemente las conexiones y flujos ecológicos entre las unidades de hábitat. En primer lugar, estos modelos consideran como óptimo el camino a lo largo del cual se minimiza el coste de desplazamiento independientemente de su anchura, de manera que una ruta compuesta por un solo píxel, aunque esté rodeada de otras zonas inhóspitas y de baja permeabilidad, se considera suficiente para conducir de manera efectiva los movimientos de los organismos. Sin embargo, y especialmente para las especies de mayor masa corporal y con aversión a las zonas de borde, es poco probable que tales caminos compuestos por uno o pocos píxeles, a pesar de su bajo coste, sean adecuados y suficientes para conducir el movimiento de las especies si no vienen acompañados de un entorno más amplio en el que se presenten condiciones favorables para su dispersión y refugio. Por este motivo, empiezan a ser cada vez más habituales propuestas en las que se busca identificar franjas permeables de una determinada anchura que permitan conducir los flujos ecológicos de una manera efectiva, pudiendo coincidir o no con el entorno de los caminos de coste mínimo en sentido estricto (Theobald 2006, Beier *et al.* 2008).

Por otro lado, los modelos habituales de distancias efectivas hacen la simplificación de considerar que sólo el camino de menor coste importa a la hora de determinar la intensidad y frecuencia de los flujos ecológicos entre las teselas, mientras que las características del resto de la matriz del paisaje son despreciadas y no se tienen en cuenta a la hora de caracterizar dichos flujos. Parece razonable sin embargo que, aun siendo el mismo el camino mínimo, las tasas de intercambio de genes e individuos sean mayores en aquellos paisajes en el que el resto de la matriz del paisaje presenta también una alta permeabilidad en comparación con aquellos en que las zonas distintas del propio camino de coste mínimo son totalmente inhóspitas para la especie considerada (McRae 2006, Theobald 2006, Beier *et al.* 2008). Pueden existir de hecho varios caminos de bajo coste que, además del mínimo, sean de uso factible y frecuente para la dispersión de las especies consideradas, por lo que sería conveniente tenerlos en cuenta a la hora de caracterizar las conexiones entre teselas en un modelo de conectividad. Por otro lado, es improbable que los individuos en dispersión sepan de antemano cuál es el camino de coste mínimo por el que deben desplazarse para alcanzar una determinada unidad de hábitat, y habitualmente sus movimientos se realizarán de una manera mucho más tentativa y con cierto grado de aleatoriedad (Fahrig 2007). Por ello, el coste acumulado a lo largo de ese camino óptimo probablemente subestima el coste medio real de movimiento entre dos unidades de hábitat determinadas.

Para perfeccionar los resultados proporcionados por los modelos de permeabilidad de la matriz a la luz de estas consideraciones, Theobald (2006) propuso utilizar un determinado percentil de la distribución de valores de coste entre cada par de teselas en vez del valor mínimo alcanzado en dicha distribución. Recientemente, McRae (2006) y McRae *et al.* (2008) han propuesto una solución analíticamente más elegante y con un soporte teórico más sólido al adaptar los desarrollos de la teoría de circuitos al análisis de las conexiones e intensidad de los flujos ecológicos entre teselas. En este enfoque se consideran simultáneamente los efectos y contribución de todos los posibles caminos de dispersión existentes en el paisaje, y no sólo del de menor coste. Este enfoque es particularmente valioso para aquellos procesos y especies que responden positivamente a la presencia de un mayor número de caminos y conexiones alternativas, como sería el caso de especies con movimientos más o menos aleatorios por el paisaje y no necesariamente dirigidos y concentrados a través de un hipotético camino óptimo para la dispersión a otra zona de hábitat (McRae *et al.* 2008). En concreto, la aplicación de la teoría de circuitos ha mostrado una mayor relación con los flujos genéticos reales en escalas amplias que otros enfoques más convencionales como las distancias euclídeas o de mínimo coste repasadas en apartados anteriores (McRae y Beier 2007). Otras propuestas analíticas recientes en este sentido pueden encontrarse también en Pinto y Keitt (2009). Por lo demás, todos estos enfoques comparten la metodología e información de partida (superficie de fricción) de los caminos de coste mínimo más clásicos (véase apartado 1.4.2), aplicándose igualmente las cuatro precauciones o posibles limitaciones descritas al final del apartado anterior, incluso aumentadas en el caso del coste computacional.

1.4.4. Conectividad asimétrica

En muchos modelos de conectividad es suficiente y adecuado trabajar con conexiones simétricas, es decir, aquellas en las que la probabilidad o facilidad de movimiento de la tesela i a la tesela j es la misma que de la j a la i . Sin embargo, en otros muchos casos es necesario considerar conexiones asimétricas, dado que los flujos ecológicos se ven conducidos o favorecidos en una determinada dirección preferente; tal es el caso por ejemplo de la dispersión del polen (plantas anemógamas) o semillas (plantas anemócoras) por el viento (Tackenberg *et al.* 2003, Muñoz *et al.* 2004, Nathan *et al.* 2008), de los movimientos de la ictiofauna en el sentido de las corrientes de agua (Fagan 2002, Schick y Lindley 2007), de las rutas de migración de las aves siguiendo los patrones globales de circulación del viento (Felicísimo *et al.* 2008), de los movimientos de mamíferos terrestres que se producen con mayor facilidad pendiente abajo (Rodríguez-Freire y Crecente-Maseda 2006), o de la mayor velocidad de propagación de los incendios forestales a medida que se incrementa la pendiente del terreno (Rothermel 1972). Por otro lado, las propias dinámicas poblacionales pueden hacer que, incluso cuando no se presentan situaciones diferenciales como las mencionadas en los ejemplos anteriores, los flujos sean más intensos de las zonas

más pobladas a las menos densas, siguiendo los patrones típicos de las dinámicas fuente-sumidero.

En realidad, la caracterización de las conexiones asimétricas se puede realizar mediante adaptaciones y variaciones de casi todas las modalidades repasadas dentro de este apartado 1.4, quizá con la única excepción de los modelos derivados de la teoría de circuitos (ver apartado 1.4.3).

1.4.5. Simulaciones del movimiento o propagación de especies y procesos ecológicos

Este enfoque consiste básicamente en situar (ya sea de manera aleatoria o concentrados en mayor medida sobre las zonas con mayor calidad de hábitat) una serie de hipotéticos individuos sobre determinados puntos de partida en un modelo del paisaje de interés (habitualmente una malla cuadrículada o *ráster*) sobre el que se simulan los movimientos y evolución de cada uno de ellos y se registra el número de individuos que alcanzan cada una de las zonas de hábitat. Lógicamente la simulación de estos movimientos requiere en primer lugar estimar una serie de parámetros relacionados con la longitud de los movimientos en un periodo de tiempo determinado, la direccionalidad del mismo en su caso (ver apartado anterior), la mayor o menor aleatoriedad o correlación entre las características (longitud y dirección) de movimientos sucesivos (Kareiva y Shigesada 1983), etc., pudiendo definirse distintos perfiles de organismos con movimientos y respuestas a la estructura del paisaje diferenciadas (Tischendorf y Fahrig 2000).

Sobre estas simulaciones habitualmente se cuantifican la tasa de éxito en la dispersión (proporción de individuos que consiguen alcanzar alguna nueva unidad de hábitat), el tiempo de búsqueda (número de movimientos requeridos para alcanzar una nueva unidad de hábitat o el tiempo necesario para ello), o la tasa de inmigración en cada tesela o celda de hábitat (número de inmigrantes recibidos en dicha tesela o celda dividido por el número total de individuos en el paisaje), como puede verse por ejemplo en Tischendorf y Fahrig (2000). Estas simulaciones y movimientos siempre incluyen algún grado de aleatoriedad, por lo que los valores finales que caracterizan las conexiones se obtienen como media de varias repeticiones estocásticas.

La complejidad de estos modelos y simulaciones puede ser muy variable, y se pueden considerar procesos tales como las tasas de mortalidad de los individuos o la competencia entre ellos en los movimientos o selección de hábitat. Algunos ejemplos representativos los podemos encontrar en los estudios de Boone y Hunter (1996), Gustafson y Gardner (1996), Schumaker (1996), Bergman *et al.* (2000), Tischendorf y Fahrig (2000), Austin *et al.* (2004), Hein *et al.* (2004) y Heinz *et al.* (2005).

Lógicamente las distancias entre las teselas, las características de la matriz, y la direccionalidad de los flujos juegan o pueden jugar un papel clave en determinar los parámetros característicos de las conexiones que resultan de estas simulaciones, por lo que este enfoque no es en general excluyente de los descritos en apartados anteriores sino que se complementa o incluso descansa en parte sobre los mismos.

1.4.6. Técnicas de seguimiento del movimiento y marcaje-recaptura

A diferencia de los procedimientos revisados en apartados anteriores, en los que las conexiones se caracterizaban a partir de características o simulaciones relacionadas de manera más o menos indirecta con la conectividad funcional o los flujos ecológicos reales, las técnicas de seguimiento del movimiento y de marcaje-recaptura permiten registrar de manera directa los movimientos de individuos concretos y la frecuencia e intensidad de uso de las conexiones por parte de los mismos. Estas técnicas permiten por tanto cuantificar el uso real y efectivo de las distintas conexiones y tipos de matriz a corto o medio plazo, dentro de la limitación temporal impuesta por las tecnologías disponibles o, en el mejor de los casos, por la longevidad de los individuos de las especies estudiadas.

Los procedimientos para el seguimiento continuo o semicontinuo del movimiento son los más complejos desde el punto de vista tecnológico pero proporcionan la visión más detallada de la magnitud, velocidad y direccionalidad en el movimiento de las especies a través de diferentes tipos de conexiones y matriz del paisaje (Chetkiewicz *et al.* 2006).

Las técnicas para el marcaje, recaptura y posterior estimación de las probabilidades de dispersión de los individuos son variadas dependiendo de las especies tratadas y la metodología seguida, como se revisa por ejemplo en Southwood y Henderson (2000) y Bennetts *et al.* (2001). Proporcionan una visión menos detallada del uso del paisaje por parte de los individuos en dispersión (sólo conocemos dos o pocos puntos en la trayectoria global seguida por los mismos) que las de seguimiento continuo, pero permiten describir los pautas de movimiento sobre escalas espaciales y temporales más amplias, por lo que estos dos tipos de técnicas se consideran complementarios (Chetkiewicz *et al.* 2006).

Difícilmente estas técnicas, dado lo intensivo de los trabajos de campo que requieren, permitirán evaluar las conexiones entre todas las poblaciones y unidades de hábitat cuando se pretendan abarcar amplias zonas de estudio. Sin embargo, la medición directa de los movimientos de algunos individuos y de la probabilidad de dispersión entre alguna de las zonas de hábitat pueden, si se han muestreado convenientemente, permitir establecer relaciones entre los resultados de esas mediciones directas y características del paisaje más sencillas de estimar a lo largo de toda la zona de estudio, tales como distancias euclideas o efectivas de distinto tipo (ver apartados del 1.4.1 al 1.4.4), o alimentar los

parámetros de los modelos de simulación descritos en el apartado 1.4.5. Ello pone de manifiesto la conveniencia e incluso necesidad de combinar diferentes tipos de informaciones (estableciendo relaciones entre ellas) a la hora de elaborar un modelo completo de las características de las conexiones existentes en una determinada área de estudio, de manera que se pueda alcanzar un equilibrio operativo entre la solidez y soporte empírico del modelo y la factibilidad de su aplicación con un coste razonable en grandes extensiones como requiere la planificación del territorio o el diseño de las redes de espacios protegidos.

1.4.7. Diferenciación genética

La conectividad del paisaje facilita el flujo e intercambio genético entre poblaciones, pudiendo así favorecer la diversidad genética y el estado de conservación y persistencia de las mismas (Neel 2008). La mayor o menor conectividad puede asociarse con la variabilidad genética de diferentes especies a escala de paisaje, y el empobrecimiento genético de las poblaciones se considera uno de los más destacados efectos a largo plazo de la falta de conectividad (Holderegger y Wagner 2008).

Así como las técnicas descritas en el apartado anterior evalúan de manera directa y empírica los movimientos de los individuos en el paisaje, las técnicas de análisis genético permiten estimar la intensidad de los flujos entre diferentes poblaciones o subpoblaciones de manera indirecta a través de su grado de diferenciación genética. A diferencia de los anteriores, éstos son efectos que se manifiestan a largo plazo, a medida que la mayor o menor facilidad de intercambio genético a través de las conexiones se va acumulando en sucesivas generaciones, ya sean flujos de polen o semillas en el caso de las especies vegetales o de individuos reproductores en el caso de las animales.

La toma de muestras genéticas en un número suficiente de individuos (o restos orgánicos de los mismos) a lo largo del paisaje permite generar una matriz de distancias genéticas entre cada uno de los individuos o poblaciones, y usar tal distancia genética para caracterizar (mediante una relación inversa) la frecuencia o intensidad del flujo genético entre los mismos y, por tanto, de la conexión entre ellos a este respecto (Mech y Hallett 2001, Proctor *et al.* 2004). En muchas ocasiones las muestras genéticas son insuficientes para caracterizar todas las conexiones posibles en el paisaje, por lo que, al igual que en el apartado anterior, se suelen establecer relaciones entre la distancia genética y la euclídea o efectiva (o simplemente la presencia de determinados corredores o barreras), no sólo para tratar de explicar las causas de dichas variabilidad genética, sino también para a partir de esas relaciones evaluar la intensidad del resto de conexiones entre poblaciones o unidades de hábitat (Vos *et al.* 2001, Broquet *et al.* 2006, Balkenhol *et al.* 2009). De hecho, en ocasiones las distancias genéticas se usan para parametrizar las superficies de fricción en

los modelos de coste mínimo, dando así una base empírica y mayor solidez a la estimación de dichos valores de fricción (Cushman *et al.* 2006).

Debe tenerse en cuenta no obstante que la diferenciación genética observada entre poblaciones no responde sólo a la estructura y configuración del paisaje en el momento actual, sino que es reflejo de la que ha habido en el pasado durante periodos de tiempo que abarcan al menos varias generaciones de la especie estudiada, lo cual dificulta extraer tales relaciones y conclusiones, especialmente en paisajes muy dinámicos. En este sentido, existen otras técnicas que permiten estimar de manera directa los flujos genéticos (en vez de inferirlos a través de las distancias genéticas entre poblaciones) y evaluar los efectos de la conectividad del paisaje en dichos flujos a corto plazo, tal como describen Holderegger y Wagner (2008). En este mismo sentido, en el caso de las plantas, los análisis de paternidad permiten identificar en algunos casos de qué individuos adultos procede el material genético que ha dado lugar a las nuevas plántulas de regenerado, o al menos estimar el porcentaje de polen y semillas que procede de fuera de la zona en la que se han muestreado los genotipos de los individuos adultos (Sork y Smouse 2006, Holderegger y Wagner 2008).

1.5. ¿Es el mantenimiento y fomento de la conectividad la mejor alternativa de conservación?

Hoy en día está sumamente extendida la idea de que el mantenimiento y fomento de la conectividad ecológica es una pieza fundamental, y en ocasiones hasta la más importante, para la conservación de la biodiversidad y las funciones ecológicas del territorio. Son múltiples las iniciativas, recomendaciones de gestión, convenios, acuerdos internacionales e incluso legislaciones donde podemos encontrar afirmaciones en este sentido, especialmente si le sumamos además el término “fragmentación” entendido como un proceso asociado a una pérdida de conectividad. Aunque tales afirmaciones son, sin duda, ciertas en muchos casos, en ocasiones pueden presentar el peligro de conducirnos a un énfasis poco reflexivo y un tanto fundamentalista en el que se tome como axioma de aplicación en la conservación lo que en realidad es, a pesar de su indudable importancia, sólo una de las posibles alternativas de conservación que tiene a su alcance el gestor. Dado lo complejas y variadas que pueden ser las problemáticas y necesidades de las especies y hábitats, deben en cada caso evaluarse y someterse a un juicio crítico y reposado las propuestas que se puedan realizar para que redunden de la manera más efectiva y eficiente posible en la consecución de los objetivos de gestión. Podemos distinguir al menos dos casos en los que la conectividad, o al menos algunos tipos de conectividad o de las medidas que habitualmente se adoptan para favorecerla, no son necesariamente positivos o los más adecuados para alcanzar las metas de conservación propuestas.

1.5.1. Cuando la conectividad (o alguna de las modalidades de la misma) favorece a especies o procesos no deseados desde el punto de vista de la gestión, o tiene efectos contraproducentes sobre especies con alto valor de conservación.

De la dependencia de la conectividad respecto a la especie o flujo ecológico considerado se deduce que un mayor grado de conectividad no tiene por qué ser siempre deseable, y que los efectos de la conectividad son positivos o negativos dependiendo del proceso analizado. Una alta conectividad puede ser buena cuando incrementa la movilidad y las tasas de intercambio de los individuos de determinadas especies (incluidas las protegidas, indicadoras, con valor de conservación, etc.) pero resultar sin embargo negativa cuando el proceso que se beneficia de ella es la propagación de una plaga, una enfermedad, un incendio forestal o una especie invasora (Noss 1987, Simberloff y Cox 1987). Dado que la conectividad es funcional y dependiente del proceso analizado, es necesario gestionar el mosaico del paisaje desde esa perspectiva, buscando compatibilizar el mantenimiento o incremento de la conectividad para unos procesos a la vez que se reduce para otros (Saura 2009). Por ejemplo, un cortafuegos de una determinada anchura puede ser muy efectivo para detener el avance de un incendio forestal (al menos mientras éste no supere una determinada intensidad), y sin embargo ser totalmente permeable a efectos del movimiento de las especies de fauna y la dispersión de pólenes y semillas. En otros casos sin embargo puede ser más complejo crear o restaurar determinados elementos del paisaje (tales como un corredor) de manera que sean útiles para unos determinados procesos mientras que al mismo tiempo no actúen favoreciendo la propagación de otros considerados como no convenientes.

En la literatura se han descrito diversos ejemplos de potenciales efectos indeseados de los corredores u otras modalidades de fomento de la conectividad (Noss 1987, Simberloff y Cox 1987, Hess 1994). Tal es el caso del posible incremento del acceso de los predadores a las poblaciones de las especies amenazadas o de interés (véase no obstante Little *et al.* [2002]), del potencial aumento de las tasas de inmigración a zonas de hábitats de baja calidad en las que se produzca una alta mortalidad de dichas especies (actuando como zonas sumidero que incluso reduzcan sus posibilidades de persistencia o viabilidad en el conjunto del paisaje), o del posible incremento de las tasas de propagación de una enfermedad contagiosa entre los individuos de una misma especie que puede incrementar la probabilidad de extinción de sus poblaciones. En cada caso deberá valorarse si estos efectos se pueden presentar realmente, y en qué magnitud, y si pueden llegar a contrarrestar y superar los posibles beneficios que se esperan del incremento de conectividad para las especies y procesos de interés.

En general, la conveniencia de invertir grandes sumas de dinero en la creación de corredores lineales ha sido un aspecto controvertido y sometido a un intenso debate, en el

que podemos encontrar los puntos de vista más críticos en artículos como los de Simberloff *et al.* (1992), Niemelä (2001) o Hodgson *et al.* (2009). En algunos casos, la permeabilización de la matriz en un sentido más amplio y difuso puede ser más conveniente que el propio establecimiento de corredores lineales, a pesar de la mayor visibilidad social que puedan tener estos últimos.

1.5.2. Cuando la conectividad, aún teniendo efectos positivos sobre las especies de interés, no es la mejor alternativa de conservación por mostrar menos beneficios que otras posibilidades de gestión o una pobre relación entre la inversión requerida y los resultados efectivos obtenidos.

En general, el mantenimiento de la conectividad no es la única respuesta posible ante la pérdida y fragmentación de los hábitats, sino parte de un conjunto más amplio de opciones disponibles para adaptarse y responder a los cambios que se producen en el paisaje (Bennett *et al.* 2006). Incluso cuando nos centramos en las especies de fauna de mayor interés, la conectividad, aun siendo beneficiosa, no tiene por qué ser siempre la mejor alternativa de conservación. En un contexto de recursos limitados para la gestión y conservación, otras estrategias como la protección y restauración de las mejores zonas de hábitat por sí mismas pueden ser más eficientes.

En este sentido, los gestores pueden seleccionar las zonas a conservar siguiendo al menos dos criterios diferenciados. En primer lugar (criterio A), pueden seleccionar las mejores zonas de hábitat por sí mismas, atendiendo a sus características intrínsecas individuales (superficie o calidad de hábitat, tamaño poblacional, etc.), e ignorando los aspectos relacionados con la configuración del paisaje y la conectividad entre las diferentes zonas de hábitat. Por otro lado (criterio B), pueden aplicar algún método que seleccione las zonas de manera que se potencie la conectividad y cohesión espacial de la red de espacios protegidos (McDonnell *et al.* 2002, Cabeza 2003, Araújo *et al.* 2004). Obviamente, las mejores zonas para mantener la conectividad (criterio B) no tienen por qué coincidir con aquellas que presentan las mejores características de hábitat por sí mismas (criterio A). La incorporación de criterios de conectividad en el proceso de selección de espacios protegidos puede llevar a excluir alguna de las mejores zonas consideradas individualmente (criterio A) para permitir la incorporación a la red de otras que por sí mismas son comparativamente pobres o subóptimas pero que potencian la conectividad entre el resto de espacios (Cabeza 2003). Por tanto, en cualquier plan de conservación debe buscarse un equilibrio entre la importancia relativa asignada a las características intrínsecas de las teselas del hábitat por un lado y a la conectividad entre las zonas de hábitat (topología de la red, configuración del paisaje) por el otro (Saura y Rubio 2010). Una de las mayores limitaciones de muchos de los enfoques actuales relacionados con la conectividad es que los gestores deben decidir a priori, y en general de una manera al menos parcialmente subjetiva, si la conectividad entre

teselas o espacios es realmente un aspecto de gran relevancia para sus objetivos de conservación. Si no es el caso, podrían decidir que seleccionar para su conservación simplemente las zonas de hábitat más extensas y de mejor calidad (criterio A) es suficiente o incluso una estrategia más adecuada (Ferrari *et al.* 2007, Hodgson *et al.* 2009). Si los gestores deciden incorporar la conectividad en el diseño de la red de espacios protegidos, deben decidir además cómo combinar y qué peso dar a las propuestas resultantes de esos dos posibles criterios (A y B). Este puede ser un paso problemático y subjetivo, y que conduce en muchas ocasiones a decisiones arbitrarias en la asignación de estos pesos en el plan final de conservación (McDonnell *et al.* 2002, Williams y Araújo 2002, Cabeza 2003, Nicholson *et al.* 2006).

En este contexto, existen metodologías que permiten evaluar específica y objetivamente los beneficios relativos de la conservación o mejora de la conectividad frente a algunas otras alternativas de gestión. En concreto, el uso de los índices de disponibilidad de hábitat (ver apartado 1.3) y sus fracciones (ver apartado 1.3.4) permite resolver buena parte de estas cuestiones de una manera natural, al cuantificar y considerar ambas alternativas (criterio A y B) dentro de un marco analítico integrado (Saura y Rubio 2010). Mediante el uso de índices como IIC o PC se evita el riesgo de dar un peso excesivo (o insuficiente) a las consideraciones de conectividad en los planes de conservación. Si la conectividad entre las teselas de hábitat individuales no constituye un riesgo o factor clave para la conservación de la disponibilidad de hábitat de una determinada especie, estos índices identificarán las teselas de conservación prioritaria atendiendo simplemente a sus características intrínsecas (criterio A). Si por el contrario la conectividad es un factor clave en el problema de conservación planteado, IIC o PC asignarán por sí mismos el peso adecuado a cada una de estas dos alternativas (A y B) dentro de un enfoque analítico integrado derivado del concepto de disponibilidad de hábitat a escala de paisaje (Saura y Rubio 2010). Estos índices evitan tener que tratar la conectividad como un aspecto disociado del resto de criterios de gestión; por el contrario, integran en una única unidad de medida las diferentes funciones ecológicas de las teselas de hábitat y de los enlaces existentes entre ellas.

Ciertamente, no todas las especies y procesos ecológicos responden de igual manera frente al mantenimiento o creación de nuevos corredores o conexiones. Como se describió en el apartado 1.3.4, son las especies con capacidades de dispersión intermedias (en relación con el patrón espacial del paisaje y las distancias efectivas entre las teselas de bosque) las que en mayor medida se benefician de los elementos conectores que puedan existir en el paisaje, como queda cuantificado por la fracción *connector* de los índices de disponibilidad de hábitat (ver Figura 1.6 para el índice PC). Para este caso de distancias intermedias, las zonas clave para el mantenimiento de la disponibilidad del hábitat son muy diferentes de las mejores atendiendo exclusivamente a sus características intrínsecas

(criterio A). Ignorar la conectividad entre teselas en el plan de conservación final dará lugar a pobres resultados de conservación y no está justificado en este caso.

Por el contrario, cuando la movilidad de la especie es muy reducida y/o el hábitat está confinado en teselas dispersas y muy alejadas unas de otras, la conectividad entre las teselas está completamente perdida o es demasiado débil como para realizar una aportación significativa a la disponibilidad de hábitat para la especie considerada, como indica un bajo valor de las fracciones *connector* y *flux* (Fig. 1.6). En este caso, invertir los escasos recursos en mantener o proteger determinados corredores o elementos conectores, aún no teniendo efectos negativos directos sobre las poblaciones de las especies que se pretenden conservar, será posiblemente una estrategia de conservación mucho menos eficiente y beneficiosa que simplemente concentrarse en conservar los mejores y más extensos núcleos de hábitat que puedan existir en el paisaje, suponiendo que tengan capacidad de albergar por sí solas poblaciones viables a medio y largo plazo (Saura y Rubio 2010). Para especies con grandes capacidades de dispersión y/o patrones del hábitat continuos o semicontinuos, el invertir en la conservación o creación de elementos conectores será igualmente poco adecuado y eficiente, aunque por distintos motivos, ya que los organismos se pueden mover fácil y directamente entre cualquier par de unidades de hábitat sin necesidad de acudir a corredores o teselas puente concretos que faciliten tales movimientos dispersivos, como nuevamente indica una baja aportación de la fracción *connector* para las distancias de dispersión más altas (Fig. 1.6).

En definitiva, el uso de este enfoque de disponibilidad de hábitat y sus fracciones permite no sólo identificar las zonas críticas para la conectividad, sino evaluar con una base sólida en qué medida esas zonas críticas y criterios de conectividad son realmente importantes para la conservación de una determinada especie (Saura y Rubio 2010). Otras contribuciones en este sentido desde los modelos y teoría de metapoblaciones pueden encontrarse en artículos como el de Nicholson *et al.* (2006).

Finalmente, cabe destacar que las incertidumbres y falta de información fiable que suele darse a la hora de alimentar algunos de los modelos e índices de conectividad, especialmente los más complejos (véase el apartado 1.2), así como las incertidumbres relativas a la propia respuesta efectiva de algunas de las especies a las variaciones en el grado de conectividad del paisaje, pueden disminuir el atractivo y fiabilidad de las recomendaciones de gestión resultantes de un análisis de conectividad, en comparación con otras alternativas más clásicas (y en las que la calidad y cantidad de información disponibles es comparativamente mayor) como incidir de manera directa sobre la cantidad y calidad del hábitat sin atender a mayores complejidades espaciales (Hodgson *et al.* 2009). Aunque el nuevo conocimiento científico utilizable a estos efectos va creciendo a un ritmo más que notable en los últimos años, siempre quedará lugar para la incertidumbre en este

ámbito, dada la complejidad y variabilidad de la respuesta de las especies y procesos relacionados con la conectividad, y las grandes escalas espaciales y temporales en las que estos operan.

1.6. Algunas herramientas valiosas para el análisis de la conectividad del paisaje y su integración en los planes de conservación de hábitats y especies

A continuación se describen algunas herramientas disponibles en forma de aplicaciones informáticas independientes o de extensiones SIG que son valiosas para analizar la conectividad del paisaje e integrarla en la conservación y planificación territorial. Se recogen preferentemente herramientas disponibles de manera gratuita, o incluso de código abierto, que se sitúan dentro de la perspectiva conceptual que se ha ido repasando en apartados previos, y que en algunos casos se pueden utilizar de manera combinada con considerables sinergias para profundizar tanto en el entendimiento de los procesos ecológicos asociados a la conectividad como en las recomendaciones de gestión utilizables de manera práctica y operativa.

1.6.1. Conefor

El Conefor (anteriormente llamado Conefor Sensinode) actualmente disponible en su versión 2.6 (<http://www.conefor.org>), es un programa informático de uso sencillo que permite cuantificar la contribución de cada tesela de hábitat al mantenimiento o posible mejora de la conectividad ecológica (Saura y Torné 2009). Está concebido como una herramienta de apoyo a la toma de decisiones en la planificación del paisaje. Sus códigos fuente están disponibles bajo una licencia GNU GPL. El programa incluye diversos índices basados en grafos, entre los que destacan por sus mejores prestaciones y propiedades los índices IIC y PC descritos anteriormente. Conefor analiza la conectividad del paisaje desde una perspectiva funcional, es decir, requiere datos acerca tanto de la distribución del hábitat en el paisaje (aspecto estructural de la conectividad) como de las capacidades de dispersión o movimiento de las especies consideradas, habitualmente estimadas a través de la distancia media, mediana o máxima de dispersión (aspecto funcional de la conectividad). En este sentido, Conefor requiere dos archivos de entrada, el archivo de nodos y el archivo de conexiones o enlaces, ambos en formato estándar de texto ASCII, según se describe en mayor detalle en su manual de usuario. Ambos archivos se pueden generar en el formato requerido por Conefor directamente a partir de las extensiones SIG (Conefor Inputs) para ArcGis 9.x y ArcView 3.x, que trabajan con distancias euclídeas y se distribuyen junto con el propio Conefor a través de su página web (<http://www.conefor.org>). En el caso de que se desee trabajar con distancias efectivas o de mínimo coste a través de una superficie de

fricción, se pueden utilizar otras herramientas que se describen más adelante para proporcionar el archivo de conexiones en el formato requerido por Conefor.

Conefor proporciona diferentes resultados, siendo el más destacado el de la cuantificación de la importancia de cada uno de los nodos o teselas de hábitat para el mantenimiento de la conectividad global del paisaje. Ello permite priorizar las zonas críticas de acuerdo con este aspecto, y proporciona un criterio objetivo y cuantitativo para la selección de las zonas de mayor valor de conservación. Conefor también permite evaluar y cuantificar el mayor o menor beneficio de nuevas zonas de hábitat que se puedan crear en el territorio, como consecuencia por ejemplo de programas de reforestación o restauración de hábitats. Otros resultados del Conefor proporcionan información complementaria sobre el paisaje y su grado de conectividad, tales como el valor global de los índices para el conjunto del paisaje, el componente o región conexas a la que pertenece cada tesela de hábitat, o las probabilidades de dispersión estimadas entre cada par de teselas. Los archivos de resultados se pueden grabar en formato de texto, lo que permite su rápido vínculo e integración en SIG y otros programas informáticos para su posterior análisis y combinación con otras capas de información.

El Conefor es una herramienta que continúa en desarrollo, más allá de la versión 2.6 disponible actualmente en la web, y en un futuro próximo se tiene previsto publicar una nueva compilación con nuevas prestaciones y funcionalidades nuevas, tales como la posibilidad de trabajar con conexiones asimétricas, dado que en su estado actual las conexiones son obligadamente simétricas.

Desde su reciente publicación en junio de 2007, Conefor ha tenido una amplia difusión y ha sido utilizado en diversas aplicaciones y casos de estudio relacionadas con la conectividad y realizadas por numerosos grupos en diferentes países y zonas de estudio (España, Suecia, Finlandia, Francia, EE.UU., Canadá, Brasil, China, Italia, Puerto Rico, México, el conjunto de la Unión Europea, etc.), como se puede ver en <http://www.conefor.org/applications.html>.

1.6.2. PathMatrix

PathMatrix es una extensión para ArcView 3.x desarrollada por Ray (2005) que permite calcular los caminos de mínimo coste y el coste acumulado de movimiento (distancia efectiva) entre cada par de nodos o teselas de hábitat. Para su uso es necesario contar con la extensión Spatial Analyst de ArcView. PathMatrix se puede descargar libremente desde <http://cmpg.unibe.ch/software/pathmatrix/>. Requiere como datos de entrada una capa de teselas de hábitat, que serán los puntos de partida y destino de los caminos de mínimo coste a calcular, y una capa en formato ráster (superficie de fricción) en la que se asigne en cada

uno de los píxeles un valor de resistencia al movimiento por toda la zona de estudio (ver apartado 1.4.2). En general, las limitaciones computacionales asociadas a este tipo de métodos hacen que no sea posible procesar con PathMatrix paisajes en los que existan (o se hayan diferenciado) más de unas 200 unidades de hábitat.

Los resultados proporcionados por PathMatrix se pueden utilizar directamente en Conefor para caracterizar las conexiones entre las unidades de hábitat. Para ello, basta con seleccionar en PathMatrix la opción IBD como el formato en el que se generarán los resultados, y el archivo resultante con las distancias efectivas (coste acumulado a lo largo del camino de mínimo coste entre cada par de teselas) estará ya exactamente en el formato requerido para su uso como archivo de conexiones por Conefor. El único cambio que se requiere es eliminar la primera línea de texto que aparece en el archivo generado por PathMatrix, lo que se puede hacer con un editor de texto cualquiera. Existen multitud de estudios que han utilizado en mayor o menor medida esta extensión; una lista completa puede obtenerse en la página web de PathMatrix.

1.6.3. Circuitscape

Circuitscape es un programa informático que implementa recientes desarrollos y adaptaciones de la teoría de circuitos al estudio de la conectividad del paisaje. Está disponible para su descarga desde <http://www.circuitscape.org/>, junto con sus códigos fuente en lenguaje Python. Circuitscape mejora el enfoque descrito anteriormente del camino de coste mínimo entre dos zonas de hábitat al considerar simultáneamente los efectos y contribución de todos los posibles caminos de dispersión existentes en el paisaje, y no sólo del de menor coste (McRae *et al.* 2008), tal como se trató en el apartado 1.4.3.

En Circuitscape los paisajes quedan representados como superficies de conductancia y modelados como grafos de conexiones simétricas, con mayores o menores resistencias al movimiento asignadas a las distintas zonas del paisaje (superficie de fricción), de manera similar al caso de PathMatrix. No obstante, las limitaciones computacionales para el uso de Circuitscape son todavía más patentes que en el caso de PathMatrix, y en el estado actual de este programa informático en general no será posible procesar paisajes representados por capas ráster con un número de píxeles demasiado grande. Los resultados proporcionados por Circuitscape pueden también utilizarse para caracterizar las conexiones entre nodos y proporcionarse como el archivo de conexiones de entrada para el Conefor.

1.6.4. Corridor Designer

Corridor Designer (Majka *et al.* 2007) es un conjunto de herramientas disponibles como un Toolbox de ArcGIS 9 y una extensión para ArcMap (que requiere contar con Spatial

Analyst) que se pueden descargar desde <http://www.corridor-design.org/> junto con una abundante documentación de ayuda al usuario. Aunque incluye una variedad de funciones y opciones de proceso más o menos directamente relacionadas con el diseño de corredores, podemos destacar por un lado las herramientas que incorpora para crear modelos de calidad o adecuación del hábitat para una determinada especie, y a partir de ellos estimar los valores de permeabilidad en la superficie de fricción como inversa de los valores de adecuación del hábitat resultantes de esos modelos, tal y como se apuntó en el apartado 1.4.2. Por otro lado, Corridor Designer evita tener que restringirse a una caracterización de un corredor como un camino de coste mínimo de un único píxel de anchura (véase el apartado 1.4.3), permitiendo seleccionar zonas de bajo coste y suficiente anchura (situados o no en torno al camino de mínimo coste) y que puedan en la práctica servir de corredores efectivos para la especie o especies de interés. Complementariamente permite valorar la distancia que tendrían que recorrer los individuos para desplazarse de unas zonas de hábitat a otras a través de esas franjas o corredores, así como identificar qué puntos a lo largo de las mismas pueden actuar como cuellos de botella o zonas más vulnerables por contar con una menor anchura de zonas de bajo coste favorables para la dispersión. Finalmente también ayuda a identificar, más allá del óptimo desde el punto de vista biológico, otros corredores alternativos con características relativamente buenas (dado que en la práctica no todas las propuestas serán igualmente posibles o factibles a la hora de implementarlas sobre el terreno), así como a comparar la calidad de estos otros corredores con el óptimo identificado inicialmente.

1.6.5. Guidos

Guidos (*Graphical User Interface for the Description of image Objects and their Shapes*) es un programa informático que aplica técnicas de morfología matemática (MSPA, *Morphological Spatial Pattern Analysis*) a paisajes binarios (hábitat y no hábitat) para clasificar y describir los patrones espaciales del paisaje con una muy notable eficiencia computacional (Vogt *et al.* 2007, Soille y Vogt 2009). En este enfoque las zonas de hábitat son clasificadas en siete categorías (*core, islet, perforation, edge, loop, bridge, branch*), entre las que destaca la correspondiente a los conectores estructurales (*bridges*), que son elementos sin área interior (para la distancia al borde especificada) que conectan en sus dos extremos con teselas de hábitat que sí tienen presencia de tal área interior. Guidos también incluye otras prestaciones propias de los sistemas de información geográfica como la posibilidad de grabar los mapas ráster de resultados en el formato Google Earth. Se puede descargar desde <http://forest.jrc.ec.europa.eu/download/software/guidos>. Ha sido utilizado para caracterizar los patrones espaciales de los bosques por la Comisión Europea y el US Forest Service. Mientras que Guidos y las técnicas MSPA en él implementadas son capaces de identificar y clasificar los patrones del paisaje, Conefor es especialmente adecuado para valorar la contribución de cada uno de los elementos conectores (*bridges*) a la conectividad

estructural del conjunto del paisaje. En este sentido, la última versión de Guidos integra alguna de las prestaciones del Conefor a fin de priorizar los elementos identificados por Guidos en términos de su importancia para el mantenimiento de la conectividad estructural.

1.6.6. Otras herramientas de interés

A continuación se indican más brevemente otras herramientas potencialmente interesantes para el análisis de la conectividad del paisaje disponibles en el año 2010:

- LQGraph (Fuller y Sarkar 2006) construye un árbol de expansión mínima a través de zonas de hábitat a conservar para reforzar la conectividad entre una red de espacios protegidos ya existente, a través de caminos de coste mínimo. Un árbol de expansión mínima (*minimum spanning tree*) se puede definir aproximadamente como un conjunto de enlaces que interconecta entre sí todos los nodos (todas las unidades de hábitat en el paisaje reunidas en un único componente) con el menor número de enlaces posible. LQGraph se puede descargar desde <http://uts.cc.utexas.edu/~consbio/Cons/ResNet.html> (junto con otras herramientas más o menos afines desarrolladas por este mismo grupo).

- FunConn (Functional Connectivity Model) incluye un módulo para modelar la distribución del hábitat y otro para el análisis de las redes de conectividad. Este último permite, entre otras prestaciones, calcular los caminos más cortos entre los nodos y también el árbol de expansión mínima. FunConn requiere contar con ArcGIS 9.1 y la extensión Spatial Analyst y se puede descargar desde http://www.nrel.colostate.edu/projects/starmap/funconn_index.htm.

- JMatrixNet es un programa desarrollado en Java que permite identificar componentes y redes de teselas de hábitat existentes en el paisaje, partiendo de una imagen (formato ráster) en la que están identificadas las celdas de hábitat. Se puede descargar desde <http://www.ecology.su.se/JMatrixNet/>.

- Pajek es, al igual que las dos siguientes, una herramienta genérica que permite el análisis de redes de muy diferente tipo, y aunque no está orientado específicamente al análisis de la conectividad del paisaje contiene potentes funciones y métricas, tanto de visualización como de análisis, que le pueden hacer útil para el estudio de las redes ecológicas en el territorio. Se puede descargar desde <http://pajek.imfm.si/doku.php> y <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>.

- Ucinet, desarrollado de hecho pensando en las redes sociales, cuenta con unas posibilidades de aplicación en el ámbito de la conectividad del paisaje similares a las de la herramienta anterior, pero con prestaciones todavía más potentes, depuradas y fáciles de manejar de cara al usuario (pero por el contrario sólo disponible gratuitamente en una

versión de demostración utilizable durante 60 días). Se puede descargar desde <http://www.analytictech.com/ucinet/>.

- CoSBI Lab Graph es un programa para la visualización, análisis y modificación de redes y que permite el cálculo de diversas métricas de grafos sobre las mismas. Está disponible en <http://www.cosbi.eu/index.php/research/prototypes/graph>.

1.7. Ejemplo de aplicación: zonas críticas para la conservación de la conectividad del hábitat del urogallo en Cataluña.

1.7.1. Descripción general del caso de estudio

En este apartado se trata un caso de estudio en la aplicación de una de las metodologías y herramientas para el análisis de la conectividad del paisaje tratadas en apartados anteriores. En concreto, se aplica el programa informático Conefor y el índice de la probabilidad de conectividad (PC) y sus tres fracciones para identificar las zonas críticas para el mantenimiento de la conectividad y disponibilidad del hábitat del urogallo (*Tetrao urogallus aquitanicus*) a escala regional en Cataluña. Se valora en qué medida los espacios de la Red Natura 2000 y del Plan de Espacios de Interés Natural de Cataluña son efectivos para proteger esas zonas críticas, y se señalan algunas zonas no cubiertas por estos espacios en las que serían necesarias medidas adicionales de protección. Además, se identifican los montes de gestión pública en Cataluña con mayor relevancia para preservar los elementos conectores para el urogallo, en los que se debería priorizar una gestión forestal orientada al mantenimiento y fomento de las poblaciones de esta especie y de las características del hábitat que le son propicias.

El urogallo es una especie amenazada en esta región debido principalmente a la alteración de las características y estructura espacial de su hábitat (pérdida de superficie, fragmentación, núcleos poblacionales funcionalmente aislados), compuesto principalmente de bosques del piso altimontano y subalpino de *Pinus uncinata* y, en menor medida, de *Pinus sylvestris*, *Abies alba* y *Fagus sylvatica*. A la hora de elegir las zonas de canto y de invernada el urogallo selecciona bosques maduros, estructuralmente heterogéneos y con presencia de ecotonos (Storch 1995). También es importante, especialmente en las zonas de cría, la presencia de una cubierta arbustiva compuesta por *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Buxus sempervirens*, *Arctostaphylos uva-ursi* y *Juniperus communis* que tenga una cobertura mínima del 50-60% (Estrada *et al.* 2004). Para mejorar el estado de conservación de la especie es necesario mantener (y en algunos casos recuperar) la conexión entre las poblaciones, de manera que se minimice la mortalidad y se favorezca la dispersión de los individuos. El conocimiento disponible sobre el urogallo

sugiere que los movimientos entre teselas son limitados y dependen de la capacidad de dispersión de los individuos (Segelbacher *et al.* 2003), por lo que el análisis de conectividad planteado resulta de interés para esta especie.

Este caso de estudio parte de aplicaciones previas realizadas en este mismo sentido (Pascual-Hortal y Saura 2008a, 2008b), aquí ampliadas y mejoradas considerando: (1) datos más ajustados a las características de la dispersión de la especie en la zona de estudio (Menoni 1991), y (2) una profundización en la interpretación y nivel de detalle de los resultados obtenidos mediante el desglose de la importancia de las zonas de hábitat en las tres fracciones que cuantifican separadamente las diferentes maneras en las que una tesela de hábitat puede contribuir a la conectividad y disponibilidad de hábitat para el urogallo en Cataluña (véase el apartado 1.3.4).

Todos los datos espaciales de partida necesarios para la resolución de este caso de estudio se pueden descargar desde <http://scoc.ornitologia.org/> y <http://www20.gencat.cat/portal/site/dmah> (en el enlace de "Cartografía"), o en su lugar en <http://dmah.nexusgeografics.com/>, según se indica más adelante. Por otro lado, también el propio Conefor 2.6 se puede descargar gratuitamente desde <http://www.conefor.org>.

La aplicación de la metodología y del programa Conefor a este caso de estudio requiere por un lado contar con un mapa de la distribución del hábitat del urogallo en la zona, y por otro caracterizar las conexiones entre las diferentes unidades de hábitat identificadas, según se describe en los siguientes apartados para este ejemplo de aplicación concreto.

1.7.2. La distribución del hábitat del urogallo en Cataluña

Las zonas de hábitat del urogallo se identificaron a partir de los mapas de abundancia del Atlas de las Aves Nidificantes de Cataluña (Estrada *et al.* 2004). Estos mapas se obtuvieron como resultado de censos de presencia/ausencia de cada una de las aves nidificantes en esta región (y entre ellas el urogallo) en más de 3.000 cuadrículas UTM 1 x 1 km (Estrada *et al.* 2004). Para estimar la distribución del hábitat del urogallo en todas las cuadrículas 1 x 1 km en Cataluña (y no sólo en aquellas muestreadas en dichos censos) se aplicó en este atlas una modelización del nicho ecológico (Guisan y Zimmerman 2000), según se describe con mayor detalle en Estrada *et al.* (2004). El mapa de distribución del hábitat resultante para el urogallo (así como para el resto de especies de aves consideradas en dicho atlas) se puede descargar directamente desde <http://scoc.ornitologia.org/>.

Dada la estructura de la información de este atlas, para la construcción del grafo y los análisis de conectividad subsiguientes se han considerado como nodos las cuadrículas

UTM 1 x 1 km, y se ha tenido en cuenta como hábitat de la especie únicamente aquellas cuadrículas en las que la probabilidad de aparición del urogallo era mayor o igual a 0,2, resultando en un total de 522 nodos o cuadrículas 1 x 1 km (Fig. 1.7). El atributo considerado para diferenciar las características de cada uno de estos nodos fue la probabilidad de aparición del urogallo, considerada en el atlas como un estimador de la densidad poblacional o calidad del hábitat forestal para la especie. Estos datos presentan la particularidad de que muchos de los nodos (cuadrículas) son adyacentes entre sí (Fig. 1.7), aunque difieren en los valores del atributo (probabilidad de aparición) correspondientes a cada uno de ellos.

1.7.3. Dispersión del urogallo y conexiones entre las unidades de hábitat

Una vez identificados los nodos, corresponde modelar los enlaces o conexiones entre los mismos. En este caso de estudio trabajaremos con el índice PC y el modelo probabilístico de conexiones que le es propio (ver apartado 1.3.3), por lo que es necesario estimar la probabilidad directa de dispersión del urogallo (p_{ij}) entre cada par de cuadrículas. Para ello, contamos con datos de seguimiento de individuos machos (jóvenes y adultos) realizados en el Pirineo francés (Menoni 1991), que estiman una distancia de dispersión mediana de 5 km para esta especie. Así, la probabilidad de dispersión directa entre cada par de cuadrículas (p_{ij}) se ha obtenido mediante una curva exponencial negativa en función de la distancia euclídea entre nodos (distancia de borde a borde de las cuadrículas) ajustada de modo que $p_{ij}=0,5$ para esa distancia de 5 km, y que $p_{ij}=1$ cuando la distancia entre cuadrículas es igual a cero, de manera similar a otros estudios (Keitt *et al.* 1997, Hanski y Ovaskainen 2000, Urban y Keitt 2001, Saura y Pascual-Hortal 2007). De este modo suponemos que el coste (en términos de disminución de la probabilidad de dispersión directa entre dos nodos) del movimiento entre cuadrículas adyacentes (distancia cero de borde a borde) es nulo, o lo que es lo mismo, que es seguro que los individuos pueden moverse de una cuadrícula a la adyacente. Aunque esta es una simplificación a los efectos de este ejemplo de análisis, el mismo procedimiento (datos de partida, programa informático e índice de conectividad) se podría aplicar bajo otros supuestos o maneras de considerar y modelar las conexiones entre las unidades de hábitat diferenciadas. Por otro lado, en este ejemplo de aplicación tratamos como homogénea la matriz del paisaje. Es decir, no consideramos los diferentes tipos de cubierta y usos del suelo existentes entre las zonas de hábitat, más o menos permeables para los movimientos dispersivos del urogallo, lo que habitualmente se cuantifica mediante modelos de fricción y caminos de mínimo coste (véanse los apartados 1.4.2 y 1.4.3). Sin embargo, estas consideraciones se podrían incorporar dentro del mismo procedimiento de análisis, estimando las p_{ij} entre los nodos a partir de una distancia efectiva resultante de una superficie de fricción y los caminos de coste mínimo proporcionados por PathMatrix, los corredores de una determinada anchura a través de dichas superficies de fricción identificados con Corridor Designer, o las estimaciones de conductancia considerando la

contribución de múltiples caminos a través de la superficie de fricción que proporciona Circuitscape, herramientas todas ellas descritas en el apartado 1.6.

1.7.4. Análisis de conectividad: identificación de áreas críticas para el urogallo y su interpretación

Tras procesar esta información en un SIG en primer lugar y en el programa Conefor posteriormente (donde se realiza el análisis de conectividad en sí mismo), se ha obtenido para cada una de las cuadrículas UTM 1 x 1 km que conforman el hábitat del urogallo su importancia (dPC) para la conectividad global del paisaje, y se ha desglosado dicha dPC en las tres fracciones en las que puede dividirse este índice (dPC_{intra} , dPC_{flux} , $dPC_{connector}$). De esta manera, pueden priorizarse y clasificarse las diferentes zonas de hábitat (cuadrículas 1 x 1 km) en función de la contribución que cada una de ellas hace al mantenimiento de la conectividad global del conjunto del hábitat de la especie. Los resultados se presentan gráficamente en las Figuras 1.7, 1.8, 1.9 y 1.10, agrupados en

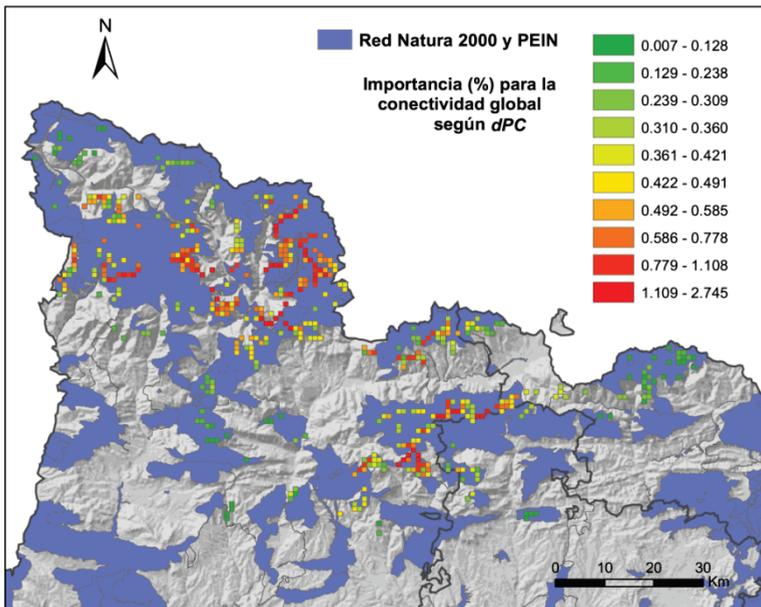


Figura 1.7. Importancia de cada una de las cuadrículas para la conectividad y disponibilidad global de hábitat en el paisaje para el urogallo (dPC , %). Los resultados se muestran superpuestos sobre los espacios de la Red Natura 2000 y PEIN en Cataluña, obtenidos del Departament de Medi Ambient i Habitatge de la Generalitat de Catalunya en sus versiones actualizadas a 14/09/2007 para la Red Natura y a 30/04/2008 para el PEIN (disponibles en <http://www20.gencat.cat/portal/site/dmah> [en el enlace de "Cartografía"], o en <http://dmah.nexusgeographics.com/>).

diez clases de igual superficie de hábitat. De cara a la gestión, las clases con una mayor importancia para la conectividad global (dPC) contienen las localizaciones de conservación prioritaria (Fig. 1.7).

En primer lugar, podemos observar que existen algunas cuadrículas en las que dPC alcanza valores superiores al 2,7% (Fig. 1.7), lo cual es un valor muy elevado dado que el hábitat del urogallo queda representado por un total de 522 cuadrículas 1 x 1 km en el conjunto de Cataluña, con lo que la aportación al hábitat total de la especie que correspondería a cada una de las cuadrículas en términos de superficie sería sólo del 0,19%. Esto nos indica que la importancia para la conectividad se concentra en unas pocas cuadrículas que juegan un papel crítico y a las que por tanto es necesario y prioritario dirigir los esfuerzos de gestión y conservación.

Por otro lado, el 78,5 % de la importancia total para la conectividad se encuentra dentro de los espacios que forman parte de la Red Natura 2000 o del Plan de Espacios de Interés Natural (PEIN) de Cataluña (suma de la dPC de cada cuadrícula incluida dentro de

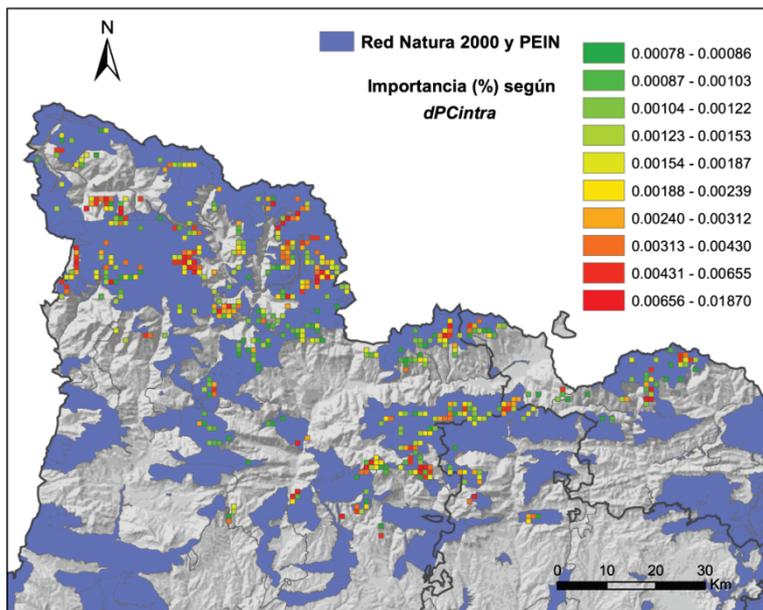


Figura 1.8. Importancia de cada una de las cuadrículas de hábitat del urogallo de acuerdo con la fracción $dPCintra$ (%). Los resultados se muestran superpuestos sobre los espacios de la Red Natura 2000 y PEIN en Cataluña.

esos espacios, o de la parte proporcional de la misma en caso de cuadrículas situadas sólo parcialmente en su interior). A pesar de que es un porcentaje relativamente elevado, existen algunas zonas de notable importancia según *dPC* que no están cubiertas por estas redes de espacios protegidos en Cataluña (Fig. 1.7), y que se configuran como corredores discontinuos o teselas puente (*stepping stones*) entre núcleos de hábitat en las que se deberían ampliar estos espacios o aplicar otras medidas de protección adicionales para preservar el papel crucial que juegan para la conectividad del urogallo. En este sentido, cabe destacar que en el Plan Territorial Parcial del Alto Pirineo y Valle de Arán, aprobado por la Generalitat de Cataluña en el año 2006, incluye, más allá de las redes de espacios protegidos mencionadas, zonas de protección especial por su valor como conectores biológicos. Estimaciones preliminares realizadas siguiendo esta misma metodología indican que los conectores biológicos aprobados en este plan territorial parcial consiguen cubrir del orden de la mitad de las zonas críticas para la conectividad (*dPC*) no cubiertas por la propia Red Natura 2000 o los espacios PEIN.

Estas consideraciones las podemos refinar atendiendo separadamente a los resultados de cada una de las tres fracciones de *dPC*. En primer lugar *dPCintra* (Fig. 1.8) estima la contribución a la disponibilidad total de hábitat realizada por el hábitat disponible dentro de cada una de las cuadrículas, consideradas como elementos aislados dentro del mosaico territorial. Como se puede observar, los valores de *dPCintra* son muy bajos en comparación con los de las otras fracciones (Fig. 1.8). Ello indica que para esta especie y distribución del hábitat la conectividad entre teselas (recogida por *dPCflux* y *dPCconnector*) juega un papel fundamental para el mantenimiento de la disponibilidad total de hábitat, y que una hipotética pérdida completa de las conexiones ($p_{ij}=0$) entre las distintas zonas de hábitat (cuadrículas 1 x 1 km) supondría un impacto muy grande para la viabilidad de las poblaciones de urogallo. Estos bajos valores de *dPCintra* son también consecuencia del relativamente pequeño tamaño de los nodos individuales, según la forma en la que se ha modelado el paisaje, en el que se han separado en nodos diferenciados cuadrículas adyacentes que en algunos casos podrían jugar en la práctica el papel de superficies de hábitat continuas.

Los valores de *dPCflux* (Fig. 1.9) estiman las cuadrículas que reciben (o de las que parte) un mayor flujo de dispersión de (hacia) otras zonas de hábitat del urogallo. Por tanto, éstas serían las zonas prioritarias para asegurar el éxito de una eventual reintroducción de individuos, o aquellas en las que cabría esperar una mayor diversidad genética dentro de las poblaciones de urogallo.

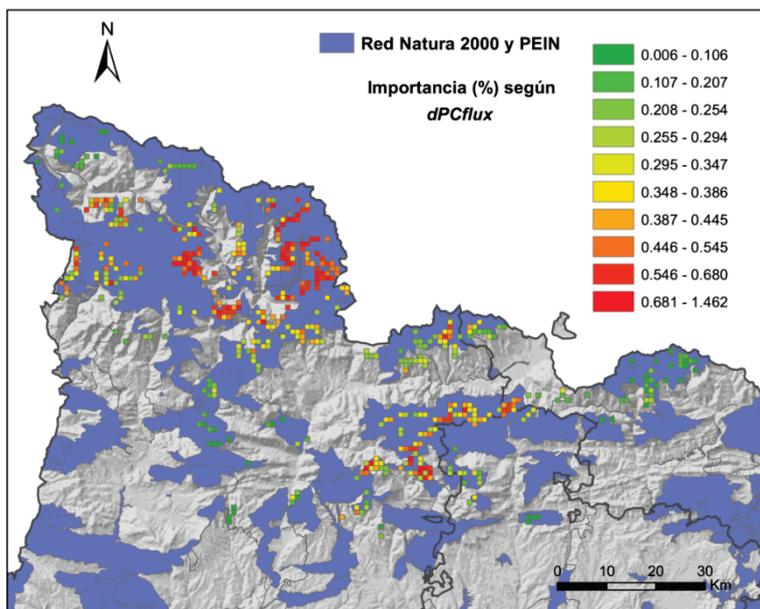


Figura 1.9. Importancia de cada una de las cuadrículas de hábitat del urogallo de acuerdo con la fracción *dPCflux* (%). Los resultados se muestran superpuestos sobre los espacios de la Red Natura 2000 y PEIN en Cataluña.

Finalmente, la fracción *dPCconnector* (Fig. 1.10) nos indica la importancia de las diferentes unidades de hábitat en función de su posición topológica dentro de las redes de conectividad, evaluando su papel como conectores o teselas puente (*stepping stones*) entre otras zonas de hábitat. Se puede observar en la Figura 1.10 que sólo una parte del total de cuadrículas desempeña en la práctica un papel conector de acuerdo con el estudio realizado (*dPCconnector* > 0), pero que al mismo tiempo es en esta fracción en la que se alcanzan algunos de los valores de importancia más altos (Fig. 1.10). Ello recalca la importante contribución de la fracción *dPCconnector* a la conectividad y disponibilidad total de hábitat (*dPC*) en el conjunto de Cataluña, así como el papel clave de los elementos conectores y corredores discontinuos (caracterizados mediante *dPCconnector*) para la conservación del urogallo.

Dado el marcado carácter forestal de la especie, y con el objetivo de ilustrar cómo los resultados obtenidos pueden utilizarse también para realizar propuestas y recomendaciones de gestión forestal, se ha combinado la información proveniente del análisis de conectividad con la capa de montes de gestión pública en Cataluña (declarados

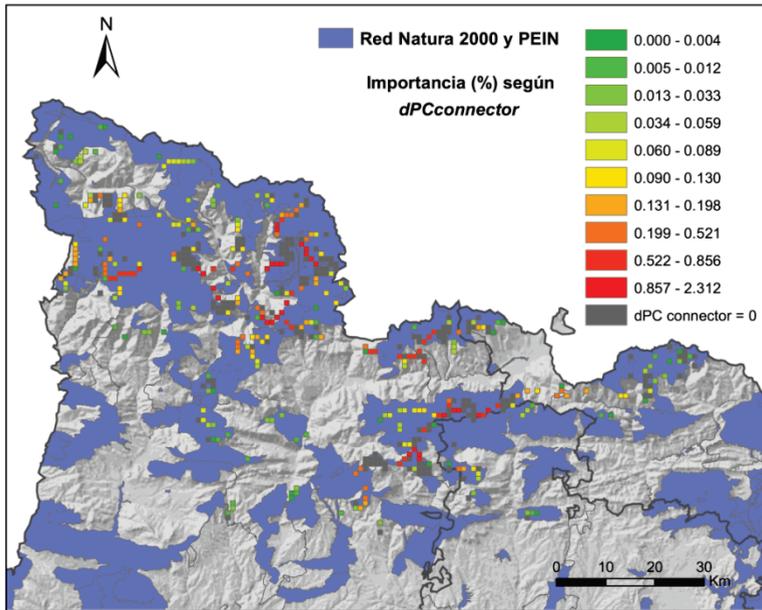


Figura 1.10. Importancia de cada una de las cuadrículas de hábitat del urogallo de acuerdo con la fracción dPCconnector (%). Los resultados se muestran superpuestos sobre los espacios de la Red Natura 2000 y PEIN en Cataluña.

de utilidad pública y/o consorciados con la administración forestal) (Fig. 1.11). De esta manera, se han identificado aquellos montes que son más relevantes para el mantenimiento de la conectividad global del hábitat del urogallo de acuerdo con *dPC* (Fig. 1.11). Se puede observar cómo en unos pocos montes de la provincia de Lleida se concentra la mayor parte de la importancia en términos de conectividad. En concreto, el monte de Muntanya en el término municipal de Espot (comarca del Pallars Sobirà) alberga el 19,7 % de la *dPC* acumulada en el conjunto de Cataluña, seguido por los montes de Riberes de Sant Nicolau (término municipal de La Vall de Boí, comarca de la Alta Ribagorça) y Obaga i Solana (término municipal de Alins, comarca del Pallars Sobirà) con un 15,1 % y 14,9 % de la *dPC* total respectivamente (Fig. 1.11).

Por tanto, es en estos montes donde debe priorizarse una gestión forestal orientada a la protección y mejora de la estructura y composición de la vegetación según los requerimientos de esta especie y evitando, en todo caso, la pérdida de la calidad y superficie del hábitat. La ejecución de una gestión acorde con sus requerimientos espaciales y ecológicos puede ser clave para la conservación y viabilidad a largo plazo de la especie,

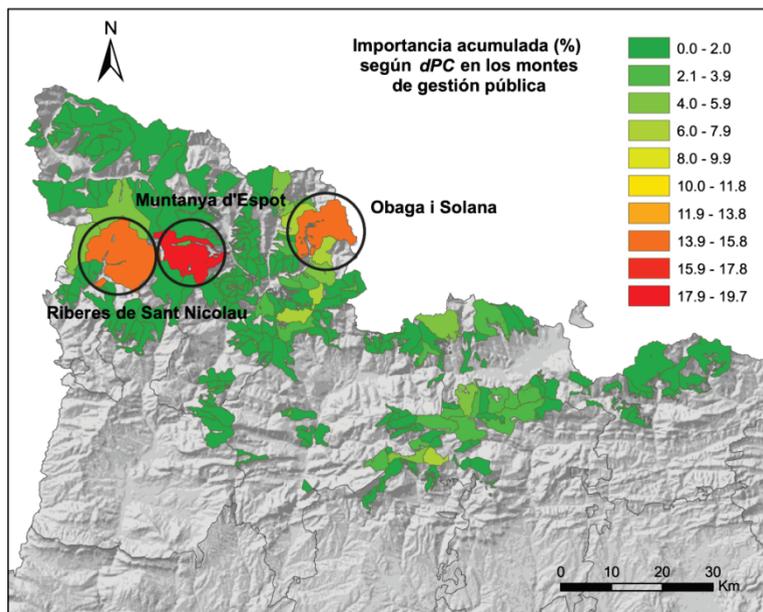


Figura 1.11. Importancia para la conectividad global del hábitat del urogallo (dPC, %) acumulada en cada uno de los montes de gestión pública con presencia de hábitat de esta especie. Los valores acumulados se han calculado como suma de los valores de dPC en cada una de las cuadrículas situadas en el interior de cada monte, o de su parte proporcional en el caso de cuadrículas parcialmente situadas dentro el monte. La capa de montes de gestión pública se ha obtenido del Departament de Medi Ambient i Habitatge de la Generalitat de Catalunya en su versión actualizada a 13/06/2008 (disponibles en <http://dmah.nexusgeografics.com/>).

dado el alto impacto potencial que tienen estos montes (zonas críticas) en la conectividad del hábitat del urogallo en escalas amplias.

1.8. Agradecimientos

Buena parte de las ideas y conceptos descritos en este capítulo se han ido desarrollando y adquiriendo en la Universidad Politécnica de Madrid, la Universidad de Lleida y el Centro Tecnológico Forestal de Cataluña en el marco de los proyectos CONEFOR (REN 2003-01628/FOR), IBEPFOR (CGL2006-00312/BOS), MONTES-CONSOLIDER (CSD2008-00040), Proyecto Singular Estratégico en Restauración y Gestión Forestal (PSS-31000-2009) y DECOFOR (AGL2009-07140/FOR). Deseo agradecer también a Lidón Rubio Guillamón por su ayuda en el proceso y preparación de las figuras mostradas en el caso de

estudio del apartado 1.7, así como al Instituto Catalán de Ornitología y a todos los voluntarios que participaron en los censos del Atlas de Aves Nidificantes de Cataluña e hicieron posible contar con los datos de los que parte dicho caso de estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Aarssen, L.W. y Turkington, R. 1985. Vegetation dynamics and neighbour associations in pasture-community evolution. *Journal of Ecology* 73: 585-603.
- Abrams, M. D. y Orwig D. A. 1996. A 300-year history of disturbance y canopy recruitment for co-occurring white pine y hemlock on the Allegheny Plateau, USA. *Journal of Ecology* 84: 353-363.
- Addison, P.S. 2002. *The illustrated wavelet transform handbook: introductory theory and applications in science, engineering, medicine and finance*. Institute of Physics Publishing, Bristol, UK.
- Adriaensen, F., Chardon, J. P., De Blust, G., Swinnen, G., Villalba, S., Gulinck, H. y Matthysen, E. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64: 233-247.
- Agencia Estatal de Meteorología 2009. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. URL: <http://www.aemet.es>.
- Agresti, A. 1992. A survey of exact inference for contingency tables. *Statistical Science* 7: 131-177.
- Aizen, M. y Feinsinger, P., 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75, 330-351.
- Alados, C.L., El Aich, A., Komac, B., Pueyo, Y. y García-González, R. 2007. Self-organized spatial patterns of vegetation in alpine grasslands. *Ecological Modelling* 201:233-242.
- Alados, C.L., Escos, J.M. y Emlen, J.M. 1996. Fractal structure of sequential behaviour patterns: an indicator of stress. *Animal Behaviour* 51:437-443.
- Alados, C.L., Gotor, P., Ballester, P., Navas, T., Escos, J., Navarro, T. y Cabezudo, B. 2006. Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biological Journal of the Linnean Society* 87:103-113.
- Alameda, D. y Villar, R. 2009. Moderate soil compaction: implications on growth and architecture in seedlings of 17 woody plant species. *Soil and Tillage Research* 103: 325-331.
- Alatalo, J. M. y Molau, U. 1995. Effect of altitude on the sex ratio in populations of *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). *Nordic Journal Botany* 15(3): 251- 256.
- Alcaraz-Segura, D., Baldi, G., Durante, P. y Garbulsky, M.F. 2008. Análisis de la dinámica temporal del NDVI en áreas protegidas: tres casos de estudio a distintas escalas espaciales, temporales y de gestión. *Ecosistemas* 17: 108-117.
- Alcaraz-Segura, D., Cabello, J., Paruelo, J.M. y Delibes, M. 2009. Use of descriptors of ecosystem functioning for monitoring a national park network: A remote sensing approach. *Environmental Management* 43: 38-48.
- Alcaraz-Segura, D., Chuvieco, E., Epstein, H.E., Kasischke, E.S. y Trishchenko, A. 2010a. Debating the greening vs. browning of the North American boreal forest: differences between satellite datasets. *Global Change Biology* 16: 760-770.
- Alcaraz-Segura, D., Liras, E., Tabik, S., Paruelo, J. y Cabello, J. 2010b. Evaluating the Consistency of the 1982–1999 NDVI Trends in the Iberian Peninsula across Four Time-series Derived from the AVHRR Sensor: LTDR, GIMMS, FASIR, and PAL-II. *Sensors* 10: 1291-1314.
- Alcaraz-Segura, D., Paruelo, J. y Cabello, J. 2006. Identification of current ecosystem functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography* 15: 200-212.
- Alliende, M.C. y Harper, J.L. 1989. Demographic studies of a dioecious tree. I. Colonization, sex and age structure of a population of *Salix cinerea*. *Journal of Ecology* 77: 1029-1047.
- Almeida, P., Izurieta, X., Cortés, K., Menéndez, P., Bauz, E., Rodríguez, M., Toaza, G., Álvarez, U., Pinos, G., Yumiseva, C., Sánchez, L. y Lara, M. 2003. *Identificación de Áreas Prioritarias para la Conservación en la Cordillera Real Oriental: Colombia-Ecuador-Perú*. Alianza Jatun Sacha/CDC-Ecuador. Quito-Ecuador.

- Alonso Redondo, R. 2003. *Valoración del estado de conservación de la vegetación y propuestas de ordenación y uso del territorio de la margen izquierda de la cuenca alta del río Esla*. Tesis Doctoral, Universidad de León. Servicio de Publicaciones y Medios Audiovisuales. 2 volúmenes.
- Altman, N. 1990. Kernel smoothing of data with correlated errors. *Journal of the American Statistical Association* 85: 749-759.
- Altman, N. 2000. Krige, smooth, both or neither? (with discussion). *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 42: 441-454.
- Alvarez-Buylla, E.R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. y Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Reviews of Ecology and Systematic*. 27: 387-421.
- Amaral, J. 1990. *Quercus*. En: *Flora Iberica*. (eds. Castroviejo, S., Laínz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendia, F., Paiva, J. y Villar, L.) pp. 1536. Real Jardín Botánico CSIC: Madrid
- Andrés, N., García-Romero, R.A., Muñoz, J. y Palacios, D. 2007. Control of snow cover duration in geomorphologic and biogeographic dynamics in Mediterranean mountains: Manzanares valley head, Sierra de Guadarrama (Spain). *Zeitschrift für Geomorphologie*, Supplementary Issues, 51(2): 91-111.
- Aniol, R. W. 1983. Tree-ring analysis using CATRAS. *Dendrochronologia* 1: 45-53.
- Anselin, L. 1988. *Spatial Econometrics: Methods and Models*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Anselin, L. 1995. Local indicators of spatial association - LISA. *Geographical Analysis* 27: 93-115.
- Araújo, M. B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L. y Williams, P. H. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10: 1618-1626.
- Araújo, M. B. y Rahbek, C. 2006. How does climate affect biodiversity. *Science* 313: 1396-1397.
- Arens N.C. 2001. Variation in performance of the tree fern *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) across a sucesional mosaic in an Andean Cloud Forest. *American Journal of Botany* 88(3): 545-551.
- Arens, N.C. y Smith, A.R. 1998. *Cyathea planadae*, a remarkable new creeping tree fern from Colombia, South America *American Fern Journal* 88: 49-59.
- Arft, A. M., Walker, M. D., Gurevitch, J., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Dale, M., Diemer, M., Gugerli, F., Henry, G. H. R., Jones, M. H., Hollister, R. D., Jónsdóttir, I. S., Laine, K., Lévesque, E., Marion, G. M., Molau, U., Mølgaard, P., Nordenhäll, U., Raszhivin, V., Robinson, C. H., Starr, G., Stenström, A., Stenström, M., Totland, Ø., Turner, P. L., Walker, L. J., Webber, P. J., Welker, J. M. y Wookey, P. A. 1999. Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs* 69: 491-511
- Armenteras, D., Gast, F. y Villareal, H. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation* 113: 245-256.
- Arribas, A., Gallardo, C., Gaertner, M.A. y Castro, M. 2003. Sensitivity of the Iberian Peninsula climate to a land degradation. *Climate Dynamics* 20: 477-489.
- Ashman, T. L. 2002. The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. *Ecology* 83: 1175-1184.
- Ashman, T. L., Cole, D. H. y Bradburn, M. 2004. Sex-Differential resistance and tolerance to herbivory in gynodioecious wild strawberry. *Ecology* 85: 2550-2559.
- Asikainen, E. y Mutikainen, P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 90: 226-234.
- Asquith, N. y Mejía-Chang, M. 2005. Mammals, edge effects, and the loss of tropical forest diversity. *Ecology* 86: 379-390.
- Austin, D., Bowen, W. D. y McMillan, J. I. 2004. Intraspecific variation in movement patterns: modeling individual behaviour in a large marine predator. *Oikos* 105: 15-30.

- Austin, M.P. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200: 1-19.
- Azzalini, A. y Bowman, A. 1993. On the use of nonparametric regression for checking linear relationships. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 55: 549-557.
- Baddeley, A., Möller, J., and Waagepetersen, R. 2000. Non-and semiparametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns. *Statistica Neerlandica* 54: 329-350.
- Baddeley, A. y Turner, R. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* 12(6): 1-42.
- Baeza, S., Paruelo, J.M. y Altesor, A. 2006. Functional characterization of Uruguayan vegetation using remote sensing. *Interciencia* 31:1-5.
- Bailey, T. C. y Gatrell, A. C. 1995. *Interactive spatial data analysis*. Longman Scientific & Technical, Harlow, Reino Unido.
- Bakkenes, M., Eickhout, B. y Alkemade, R. 2006. Impacts of different climate stabilisation scenarios on plant species in Europe. *Global Environmental Change* 16: 16-28.
- Baldi, G., Nosetto, M.D., Aragón, R., Aversa, F., Paruelo, J.M. y Jobbagy, E.G. 2008. Long-term satellite NDVI data sets: Evaluating their ability to detect ecosystem functional changes in South America. *Sensors* 8: 5397-5425.
- Balkenhol, N., Waits, L. P. y Dezzani, R. J. 2009. Statistical approaches in landscape genetics: an evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography* 32: 818-830.
- Baquero, F., Sierra, R., Ordoñez, L., Tipán, M., Espinosa, L., Ribera, M. y Soria, P. 2004. *La vegetación de los Andes del Ecuador. Memoria explicativa de los mapas de vegetación potencial y remanente a escala 1:250000 y del modelamiento predictivo con especies indicadoras*. EcoCiencia- CESLA-Corporación Ecopal-MAG SIGAGRO-CDC-Jatunsacha-IGM. Quito-Ecuador.
- Barabási, A. L. 2002. *Linked: the new science of networks*. – Cambridge, MA: Pegasus.
- Barbero, M. y Quézel, P. 1975. Les forets de Sapin sur le pourtour méditerranéen. *Anales del Instituto Botánico Cabanilles* 32: 1245-1289.
- Barbier, N., Couteron, P., Lejoly, J., Deblauwe, V. y Lejeune, O. 2006. Self-organized vegetation patterning as a fingerprint of climate and human impact on semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology* 94: 537-547.
- Barboni, D., Harrison, S. P., Bartlein, P. J., Jalut, G., New, M., Prentice, I. C., Sanchez-Goñi, M. F., Spessa, A., Davis, B. y Stevenson, A. C. 2004. Relationship between plant traits and climate in the Mediterranean region: A pollen data analysis. *Journal of Vegetation Science* 15: 635-646.
- Barnard, G.A. 1963. Discussion on: The spectral analysis of point processes (by M. S. Bartlett). *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 25: 294.
- Barot, S., Gignoux, J. y Menaut, J.C. 1999. Demography of savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005.
- Barral Silva, M. T., Silva Hermo, B., García-Rodeja, B. y Vazquez Freire, N. 2005. Reutilization of granite powder as an amendment and fertilizer for acid soils. *Chemosphere* 61: 993-1002.
- Barthlott W., Biedinger N., Braun G., Feig F., Kier G. y Mutke J. 1999. Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of global biodiversity. *Acta Botanica Fennica* 162: 103-110.
- Batlloiri, E. y Gutiérrez, E. 2008. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* 96: 1275-1288.
- Bedia, J. y Busqué, J. 2012. Productivity, grazing utilization, forage quality and primary production controls of species-rich alpine grasslands with *Nardus stricta* in northern Spain. *Grass and Forage Science*, DOI: 10.1111/j.1365-2494.2012.00903.x
- Bedia, J., Busqué, J. y Gutiérrez, J.M. 2011. Predicting plant species distribution across an alpine rangeland in Northern Spain. A comparison of probabilistic methods. *Applied Vegetation Science* 14: 415-432.

- Beckage, B. y Clark J. S. 2003. Seedling survival and growth of three forest species the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Beier, P., Majka, D. R. y Spencer, W. D. 2008. Forks in the Road: Choices in Procedures for Designing Wildland Linkages. *Conservation Biology* 22: 836-851.
- Benitez-Malvido J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Bennett, A. F., Crooks, K. R. y Sanjayan, M. A. 2006. The future of connectivity conservation. En: *Connectivity Conservation*, (eds. Crooks, K. R. y Sanjayan, M.), pp. 676-694. Cambridge University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Bennetts, R. E., Nichols, J. D., Lebreton, J. D., Pradel, R., Hines, J. E. y Kitchens, W. M. 2001. Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. En: *Dispersal* (eds Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. y Nichols, J.D.), pp. 3-17. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Bergman, C. M., Schaefer, J. M. y Luttich, S. N. 2000. Caribou movement as a correlated random walk. *Oecologia* 123: 364-74.
- Berntson, G.M. y Stoll, P. 1997. Correcting for finite spatial scales of self-similarity when calculating the fractal dimension of real-world structures. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 264: 1531-1537.
- Bertin, B. I. 2007. Sex allocation in *Carex* (Cyperaceae): effects of light, water, and nutrients. *Canadian Journal of Botany* 85: 377-384.
- Bertin, L., Dellavedova, R., Gualmini, M., Rossi, G. y Tomaselli, M. 2001. Monitoring plant diversity in the northern Apennines, Italy. *Archivio Geobotanico* 7: 71-74.
- Bertin, R. I. y Kerwin, M. A. 1998. Floral sex ratios and ginomonoeicy in *Aster* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 85: 235-244.
- Bertness, M.D. y Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Besag, J. y Diggle, P. J. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics* 26: 327-333.
- Biere, A. 1995. Genotypic and plastic variation in plant size: effects on fecundity and allocation patterns in *Lychnis flos-cuculi* along a gradient of natural soil fertility. *Journal of Ecology* 83: 629-642.
- Bierregaard, R. O., Lovejoy, T. E., Kapos, V., Dos Santos A. A. y Hutching, R.W. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments: a prospective comparison of fragments and continuous forest. *Bioscience* 42: 859-866.
- Billings, W.D. y Bliss, L.C. 1959. An Alpine Snowbank Environment and Its Effects on Vegetation, Plant Development, and Productivity. *Ecology* 40: 388-397.
- Bithell, J.F. 1990. An application of density-estimation to geographical epidemiology. *Statistics in Medicine* 9: 691-701.
- Bivand, R. S., Pebesma, E., y Gómez-Rubio, V. 2008. *Applied Spatial Data Analysis with R*. Springer Verlag, New York.
- Bivand, R. y Yu, D. 2009. spgwr: Geographically weighted regression. R package version 0.6-2. <http://CRAN.R-project.org/package=spgwr>
- Björk, R.G. y Molau, U. 2007. Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 34-43.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Hernández-Bermejo, J. E., Herrera, C. M., Muñoz, J. y Valdés, B. 2000. *Libro Rojo de la Flora Amenazada de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Blanchet, F. G., Legendre, P. y Borcard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89: 2623-2636.
- Blanco-Moreno, J.M. y Dale, M.R.T. 2008. Ecological boundary detection in point patterns. En:

- EURECO-GfÖ 2008: Biodiversity in an ecosystem context* (eds. Stadler, J., Schöppe, F. y Frenzel, M.), Leipzig, Germany.
- Blanco-Moreno, J.M., Chamorro, L., Izquierdo, J., Masalles, R.M. y Sans, F.X. 2008. Modelling within-field spatial variability of crop biomass – weed density relationships using geographically weighted regression. *Weed Research* 48: 512-522.
- Bliss, L.C. 1971. Arctic and Alpine Plant Life Cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-438.
- Blondel, J. y Aronson, J. 1999. *Biology and wildlife in Mediterranean region*. Oxford University Press Oxford United Kingdom.
- Bock, M., Bowman, A.W. y Ismail, B. 2007. Estimation and inference for error variance in bivariate nonparametric regression. *Statistics and Computing* 17: 39-47.
- Bodin, Ö. y Norberg, J. 2007. A network approach for analyzing spatially structured populations in fragmented landscape. *Landscape Ecology* 22: 31-44.
- Boisvenue, C. y Running, S. W. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity-evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12: 1-12.
- Bolker, B.M. y Pacala, S.W. 1999. Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *The American Naturalist* 162: 135-148.
- Bolker, B.M., 2003. Combining endogenous and exogenous variability in analytical population models. *Theoretical Population Biology* 64: 255-270.
- Boone R. B. y Hunter M. L. 1996. Using diffusion models to simulate the effects of land use on grizzly bear dispersal in the Rocky Mountains. *Landscape Ecology* 11: 51-64.
- 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.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055
- Bowman, A.W. 2006. Comparing nonparametric surfaces. *Statistical Modelling* 6: 279-299.
- Bowman, A.W. y Azzalini, A. 1997. *Applied smoothing techniques for data analysis the kernel approach with S-Plus illustrations*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Bowman, A.W. y Azzalini, A. 2007. R package 'sm': nonparametric smoothing methods. R package version 2.2. URL <http://www.stats.gla.ac.uk/~adrian/sm>, http://azzalini.stat.unipd.it/Book_sm
- Bowman, A.W., Pope, A. y Ismail, B. 2006. Detecting discontinuities in nonparametric regression curves and surfaces. *Statistics and Computing* 16: 377-390.
- Bowman, J., Jaeger, J. A. G. y Fahrig, L. 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83: 2049-2055.
- Breland, T.A. y Hansen, S. 1996. Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 655-663.
- Brenner, A. J., Jarvis, P. G. y Van den Belt, R. J. 1995. Windbreak-crop interactions in the Sahel. 2. Growth response of millet in shelter. *Agricultural and Forest Meteorology* 75: 235-262.
- Brooker, R. W. 2006. Plant-Plant interaction and environmental change. *New Phytologist* 171: 271-284.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. y Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.
- Brooker, R.W., Scott, D., Palmer, S.C.F. y Swaine, E. 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology* 94: 637-645.

- Brooker, R. W., Travis, J. M., Clark, E. J. y Dytham, C. 2007. Modelling species range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology* 245: 59-65.
- Broquet, T., Ray, N., Petit, E., Fryxell, J. M. y Burel, F. 2006. Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* 21: 877-889.
- Bruhns, K.O. 1994. *Ancient South America*. Cambridge University Press. New York-USA.
- Brunsdon, C. 1995. Estimating probability surfaces for geographical point data: an adaptive kernel algorithm. *Computers & Geosciences* 21: 877-894.
- Brunsdon, C., Fotheringham, A.S. y Charlton, M. 1999. Some notes on parametric significance tests for geographically weighted regression. *Journal of Regional Science* 39: 497-524.
- Bubb, P., May, I., Miles, L. y Sayer, J. 2004. *Cloud Forest Agenda*. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. http://www.unepwcmc.org/resources/publications/UNEO_WCMC_bio_series/2.html. consultado el 10-15-2008.
- Buide, M. L. 2006. Pollination ecology of *Silene acutifolia* (Caryophyllaceae): Floral traits variation and pollinator attraction. *Annals of Botany* 97: 289-297.
- Bunde, A. y Havlin, S. 1994. *Fractals in Science*. Springer Verlag, Berlin.
- Burd, M. 1999. Flower number and floral components in ten angiosperm species: an examination of assumptions about trade-offs in reproductive evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 579-592.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 1998. *Model selection and inference: A practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Burnham, R. J. 2004. Alpha and beta diversity of lianas in Yasuni, Ecuador. *Forest Ecology and Management* 190: 43-55.
- Byars, S. G., Papst, W. y Hoffmann, A. A. 2007. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* 61: 2925-2941.
- Cabeza, M. 2003. Habitat loss and connectivity of reserve networks in probability approaches to reserve design. *Ecology Letters* 6: 665-672.
- Calabrese, J. M. y Fagan, W. F. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 529-536.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R. M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82: 202-207.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolino, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. y Cook, B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Callaway, R. M. y Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Camarero, J.J. y Fortin, M.J. 2008. Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. En: *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y aplicaciones* (eds. Maestre, F. T., Escudero, A. y Bonet, A.), pp. 345-369. Asociación Española de Ecología Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S. W. y Burbank, D. H. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests - interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 337-349.
- Carlsson, B.A., y Callaghan, T.V. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *Journal of Ecology* 79: 973.
- Casetti, E. 1972. Generating models by expansion method - Applications to geographical research. *Geographical Analysis* 4: 81-91.

- Castillo, P. A. y Castillo, A. 2004. Caracterización de las poblaciones de roble melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.) en el Parque Natural de la Sierra de Cardeña y Montoro. Determinación de su área potencial a través de S. I. G. *Foresta* 25: 46-51
- Castroviejo, S. et al (eds.) 1986-205. *Flora Iberica: plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Real Jardín Botánico de Madrid, C.S.I.C., Madrid.
- Cavieres, L., Arroyo, M.T.K., Peñazola, A., Molina-Montenegro, M. y Torres, C. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13: 547-554.
- Cayuela, L., Rey Benayas, J.M. y Echeverría, C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* 226: 208-218.
- Chapin, F. S., McGraw J. B. y Shaver G. R. 1989. Competition causes regular spacing of alder in Alaska shrub tundra. *Oecologia* 79(3): 412-416.
- Chardon, J. P., Adriaensen, F. y Matthysen, E. 2003. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* 18: 561-573.
- Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially varying environments. *Theoretical Population Biology* 58: 211-237.
- Chetkiewicz, C. L. B., St. Clair, C. C y Boyce, M. S. 2006. Corridors for conservation: Integrating pattern and process. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 317-342.
- Choi, E. y Hall, P. 1999. Nonparametric approach to the analysis of space-time data on earthquake occurrences. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 8: 733-748.
- Choi, E. y Hall, P. 2000. On the estimation of poles in intensity functions. *Biometrika* 87: 251-263.
- Choler, Ph. 2005. Consistent Shifts in Alpine Plant Traits along a Mesotopographical Gradient. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 37: 444-453.
- Choler, Ph., Michalet, R. y Callaway, R. M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308
- Chu, C.K. y Marron, J.S. 1991. Comparison of 2 bandwidth selectors with dependent errors. *Annals of Statistics* 19: 1906-1918.
- Churchill, S., Balslev, H., Forero, E. y Luteyn, J. 1995. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, New York-USA.
- Chuvieco, E. 2007. *Teledetección ambiental: La observación de la Tierra desde el espacio*. Ariel Ciencia, Barcelona-España.
- Cleveland, W.S. 1979. Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. *Journal of the American Statistical Association* 74: 829-836.
- Cliff, A.D. y Ord, J.K. 1981. *Spatial processes: models and applications*. Pion Limited, London.
- Coelho, M. B., Mateos, L. y Villalobos, F. J. 2000. Influence of compacted loam subsoil layer on growth and yield of irrigated cotton in Southern Spain. *Soil and Tillage Research* 57: 129-142.
- Cohen, W. B. y Goward, S. N. 2004. Landsat's role in ecological applications of remote sensing. *BioScience* 54: 535-545.
- Coldea, G. y Pop, A. 2004. Floristic diversity in relation to geomorphological and climatic factors in the subalpine-alpine belt of the Rodna Mountains (The Romanian Carpathians). *Pirineos* 158-159: 61-72.
- Condit, R., Hubbell, S.P, Foster, R.B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *The American Naturalist* 140(2): 261-286
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J. y Foster, R. B. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: *Dynamics of populations*. (eds. den Boer P.J. y

- Grandewell G.R.), pp. 298-313. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Connel, J. H., Tracey, J. G. y Webb, L. J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.
- Coulon, A., Cosson, J. F., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier, S. y Hewison, A. J. 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* 13: 2841-2850.
- Cousens, R.D. 1985. A simple model relating yield loss to weed density. *Annals of Applied Biology* 107: 239-252.
- Cox, D. R. 1972. The statistical analysis of dependencies in point processes. En: *Stochastic Point Processes* (ed. Lewis, P. A. W.), pp. 55-66. Wiley, New York.
- Crist, T. O., Guertin, D. S., Wiens, J. A. y Milne, B. T. 1997. Animal movements in heterogeneous landscapes: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* 6: 536-544.
- Crooks, K. R. y Sanjayan, M. 2006. *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Cushman, S. A., McKelvey, K. S., Hayden, J. y Schwartz, M. K. 2006. Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *American Naturalist* 168: 486-499.
- Cutler, N.A., Belyea, L.R. y Dugmore, A.J. 2008. The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *Journal of Ecology* 96 231-246.
- Dale, M.R.T. 2000. *Spatial pattern analysis in plant ecology*, 1ª ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Damschen, E. I., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Tewksbury, J. J. y Levey, D. J. 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* 313: 1284-1286.
- Day, K. J., Hutchings, M. J. y John, E. A. 2003a. The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant populations. *Journal of Ecology* 91: 305-315.
- Day, K. J., Hutchings, M. J. y John, E. A. 2003c. The effects of spatial pattern of nutrient supply on yield, structure and mortality in plant populations. *Journal of Ecology* 91: 541-553.
- Day, K. J., John, E. A. y Hutchings, M. J. 2003b. The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology* 17: 454 - 463.
- De Boeck, H. J., Nijs, I., Lemmens, C. y Ceulemans, R. 2006. Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationship between plant diversity and resource uptake. *Oikos* 113: 269-278.
- De la Cruz, M. 2006. Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas* 15 (3): 19-39.
- De la Cruz, M. 2008. Métodos para analizar datos puntuales. En: *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y aplicaciones* (eds. Maestre, F. T., Escudero, A. y Bonet, A.), pp. 345-369. Asociación Española de Ecología Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- De la Cruz, M., Romao, R. L., Escudero, A. y Maestre, F. T. 2008. Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography* 31: 720-730.
- De los Santos, A., Alonso, E. J., Hernández, E. y Pérez, A. M. 2002a. Environmental correlates of darkling beetle population size (Col. Tenebrionidae) on the Cañadas of Teide in Tenerife (Canary Islands). *Journal of Arid Environments* 50: 287-308.
- De los Santos A., Ferrer, F. J. y de Nicolás, J. P. 2002b. Habitat selection and assemblage structure of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) along environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *Journal of Arid Environments* 52: 63-85.

- De los Santos, A., Ferrer, F., de Nicolas, J. P. y Crist, T. O. 2006. Thermal habitat and life history of two congeneric species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) on Tenerife (Canary Islands). *Journal of Arid Environments* 65: 363–385
- De los Santos, A., Montes, C. y Ramírez-Díaz, L. 1982. Un nuevo diseño de trampa de caída para el estudio de poblaciones de coleópteros terrestres de superficie. *Mediterranea* 6: 93-99.
- De Luis, M., Raventós, J., Cortina, J., Moro, M. J. y Bellot, J. 1998. Assessing components of a competition index to predict growth in an evenaged *Pinus nigra* stand. *New Forests* 15: 223-242.
- De Valpine, P. y Harte, J. 2001. Plant responses to experimental warming in a montane meadow. *Ecology*, 82: 637-648.
- Del Pozo, A., Ovalle, C., Casado, M. A., Acosta, B. y De Miguel, J. M. 2006. Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of Central Chile. *Journal of Vegetation Science* 17: 791-798
- DeLaune, M. 2001. Xtools Arc View extension. Oregon Department of Forestry, State Forests Management Program. <http://www.odf.state.or.us/divisions/mammagement/Stateforests/Xtools.asp>. Consultado el 09-17-2004.
- Delph, L. F., Frey, F. M., Steven, J. C. y Gehring, J. L. 2004. Investigating the independent evolution of the size of floral organs via G-matrix estimation and artificial selection. *Evolution and Development* 6: 438-448.
- Dette, H. y Neumeier, N. 2001. Nonparametric analysis of covariance. *Annals of Statistics* 29: 1361-1400.
- Diggle P. J. 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, London.
- Diggle, P. J. 1985. A kernel-method for smoothing point process data. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)* 34: 138-147.
- Diggle, P. J. 2000. Overview of statistical methods for disease mapping and its relationship to cluster detection. En: *Spatial Epidemiology: Methods and Applications* (eds. Elliott, P., Wakefield, J., Best, N., y Briggs, D.), pp. 87–103. Oxford University Press, Oxford.
- Diggle, P. J. 2003. *Statistical analysis of spatial point patterns*, 2^a ed. Arnold, London, UK.
- Diggle, P. J. y Chetwind, A. G. 1991. Second order analysis of spatial clustering for inhomogenous populations. *Biometrics* 47: 1155-1163.
- Diggle, P. J., Gómez-Rubio, V., Brown, P. E., Chetwynd, A., y Gooding, S. 2007. Second-order analysis of inhomogeneous spatial point processes using case-control data. *Biometrics* 63: 550-557.
- Diggle, P. J. y Rowlingson, B. 1994. A conditional approach to point process modelling of elevated risk. *Journal of the Royal Statistical Society, Series A* 157: 433-440.
- Diggle, P. J., Zheng, P., and Durr, P. 2005. Nonparametric estimation of spatial segregation in a multivariate point process: bovine tuberculosis in Cornwall, UK. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)* 54(3): 645-658.
- Dirzo, R. y Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review Environmental Resources* 28: 137-167.
- Dixon, P.M. 2002. Ripley's K function. En: *Encyclopedia of Environmetrics* (eds. El-Shaarawi, A. H. y Piegorisch, W. W.), Vol. 3, pp. 1796-1803. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester.
- Dodson, C. H. y Gentry, A. H. 1991. Biological extinction in Western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 78, 273-295.
- Dorken, M. E. y Mitchard, E. T. A. 2008. Phenotypic plasticity of hermaphrodite sex allocation promotes the evolution of separate sexes: an experimental test of the sex-differential plasticity hypothesis using *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). *Evolution* 62: 971-978.
- Dormann, C. F. y Broker, R. W. 2002. Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecologica* 23: 297-301.
- Dray, S., Legendre, P. y Peres-Neto, P. R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483-493.

- Driezen, K., Adriaesen, F., Rondinini, C., Doncaster, C. P. y Matthysen, E. 2007. Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: a case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Ecological Modelling* 209: 314-322.
- Dullinger, S., Dirnböck, T., Köck, R., Hochbichler, E., Englisch, T., Sauberer, N. y Grabherr, G. 2005. Interactions among tree-line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. *Journal of Ecology* 93: 948-957.
- Dunning, J. B., Stewart, D. J., Danielson, B. J., Noon, B. R., Root, T. L., Lamberson, R. H. y Stevens, E. E. 1995. Spatially explicit population-models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5: 3-11.
- Dutilleul, P. 1993. Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49: 305-314.
- Dye, D.G. y Goward, S.N. 1993. Photosynthetically active radiation absorbed by global land vegetation in August 1984. *International Journal of Remote Sensing* 14: 3361-3364.
- Dytham, C. 2003. *Choosing and using statistics: a biologist's guide*, second ed. Blackwell Science, York-UK.
- Echavarría, F. R. 1998. monitoring forests in the Andes using remote sensing: an example from Southern Ecuador. En *Nature's Geography: New Lessons for Conservation in Developing Countries* (eds. Zimmerer K. S. y Young K. R.), pp. 100-120. University of Wisconsin Press, Madison-USA.
- Echeverría, C., Cayuela, L., Manson, R.H., Coomes, D. A., Lara, A., Rey-Benayas J.M. y Newton, A. C. 2007. Spatial and temporal patterns of forest loss and fragmentation in Mexico and Chile. En *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes. The forests of montane Mexico and temperate South America* (ed. Newton, A.C.), pp. 14-42. CAB International. Oxford-UK.
- Echeverría, C., Coomes, D., Salas, J., Rey-Benayas, J. M., Lara, A. y Newton, A. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biological Conservation* 130: 481-494.
- Eckhart, V. M. y Chapin, F. S. III. 1997. Nutrient sensitivity of the cost of male function in gynodioecious *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *American Journal of Botany* 84: 1092-1098.
- Edwards, C. y Mason, W. L. 2006. Stand structure y dynamics of four native Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands in northern Scotland. *Forestry* 79: 261-277.
- Ehrenfeld, J.G., Han, X., Parsons, W.F.J. y Zhu, W. 1997. On the nature of environmental gradients. Temporal and spatial variability of soils and vegetation in the New Jersey pineland. *Journal of Ecology* 85: 85-798.
- El Saleous, N.Z., Vermote, E.F., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., Tucker, C.J. y Goward, S.N. 2000. Improvements in the global biospheric record from the Advanced Very high resolution radiometer (AVHRR). *International Journal of Remote Sensing* 21: 1251-1277.
- Epanečnikov, V.A. 1969. Non-parametric estimation of a multivariate probability density. *Theory of Probability and its Applications* 14: 153-158.
- Escós, J.M., Alados, C.L. y Emlen, J.M. 1995. Fractal structures and fractal functions as disease indicators. *Oikos* 74:310-314.
- Escudero, A., Giménez-Benavides, L., Iriondo y J. M., Rubio, A. 2004. Patch dynamics and islands of fertility in a high mountain Mediterranean community. *Artic, Antarctic and Alpine Research* 36: 518-527.
- Espinosa, R., 1948. *Estudios botánicos en el sur del Ecuador*. Universidad Nacional de Loja, Loja-Ecuador.
- Estrada, E. y Bodin, Ö. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications* 18: 1810-1825.
- Estrada, J., Pedrocchi, V., Brotons, L. y Herrando, S. 2004. *Atlas dels Ocells Nidificants de Catalunya 1999-2002*. Institut Català d'Ornitologia (ICO)/Lynx Edicions, Barcelona, España.

- Eubank, R.L. 1999. *Nonparametric Regression and Spline Smoothing*, 2^a ed. M. Dekker, New York.
- Fabbro, T. y Körner, Ch. 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* 199: 70-81
- Facelli, E. y Facelli, J. M. 2002. Soil phosphorus heterogeneity and mycorrhizal symbiosis regulate plant intra-specific competition and size distribution. *Oecologia* 133: 54 - 61.
- Fagan, W. F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83: 3243-3249.
- Fagan, W. F. y Calabrese, J. M. 2006. Quantifying connectivity: balancing metric performance with data requirements. En: *Connectivity Conservation* (eds. Crooks, K. R. y Sanjayan, M.), pp 297-317. Cambridge University Press, New York, Estados Unidos de América.
- Fagan, W.F., Fortin, M.J. y Soykan, C. 2003. Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analyses of ecological boundaries. *Bioscience* 53: 730-738.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21: 1003-1015.
- Fajardo, A., Quiroz, C. L. y Cavieres, L. A. 2008. Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? *Journal of Vegetation Science* 19: 87-96.
- Fall, A., Fortin, M. J., Manseau, M., y O'Brien, D. 2007. Spatial graphs: principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems* 10: 448-461.
- Fan, J.Q. 1993. Local linear-regression smoothers and their minimax efficiencies. *Annals of Statistics* 21: 196-216.
- Fan, J.Q. y Gijbels, I. 1992. Variable bandwidth and local linear-regression smoothers. *Annals of Statistics* 20: 2008-2036.
- Fang, W. 2005. Spatial analysis of an invasion front of *Acer platanoides*: dynamic inferences from static data. *Ecography*: 28: 283-294.
- FAO. 1993. *Summary of the final report of forest resource assessment 1990 for the tropical world*. FAO, Roma.
- FAO. 2007. *Situación de los bosques del mundo*. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación. FAO, Roma.
- Farmer, D., Ott, E. y Yorke, J.A. 1983. The dimension of chaotic attractors. *Physica* 7D: 153-180.
- Feliciísimo, A. M., Muñoz, J. y González-Solis, J. 2008. Ocean Surface Winds Drive Dynamics of Transoceanic Aerial Movements. *PLoS ONE* 3(8): e2928.
- Ferrari, J. R., Lookingbill, T. R. y Neel, M.C. 2007. Two measures of landscape-graph connectivity: assessment across gradients in area and configuration. *Landscape Ecology* 22: 1315-1323.
- Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., Pimm, S. L. y Lovejoy, T. E. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 14069-14073.
- Ferrer, F. J., Cabrera, P. G., García, A. y de Nicolás, J. P. 1996a. Metodología sobre cartografía bioclimática. En: *Clima y agua: gestión de un recurso climático* (eds. Marzol, M. V., Dorta, P. y Valladares P.), pp. 365-378. Universidad de La Laguna y Asociación de Geógrafos Españoles. La Laguna.
- Ferrer, F. J., Cabrera, P. G., García, A. y de Nicolás, J. P. 1996b. Cartografía climática básica. Su significación aplicada. En: *Clima y agua: gestión de un recurso climático* (eds. Marzol, M. V., Dorta, P. y Valladares P.), pp. 379-383. Universidad de La Laguna y Asociación de Geógrafos Españoles. La Laguna.
- Ferreras, P. 2001. Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx. *Biological Conservation* 100: 125-136.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112: 473-480.

- Fitzsimmons, M. 2003. Effects of deforestation and reforestation on landscapes spatial structure in boreal Saskatchewan, Canada. *Forest Ecology and Management* 174: 577-592.
- Flores, J. y Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.
- Folke, S. H. y Delph, L. F. 1997. Environmental and physiological effects on pistillate flower production in *Silene noctiflora* L. (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Science* 158: 501-509.
- Foody, G.M. 2003. Geographical weighting as a further refinement to regression modelling: An example focused on the NDVI-rainfall relationship. *Remote Sensing of Environment* 88: 283-293.
- Foody, G.M. 2004. Spatial nonstationarity and scale-dependency in the relationship between species richness and environmental determinants for the sub-Saharan endemic avifauna. *Global Ecology and Biogeography* 13: 315-320.
- Fortin, M.J. 1994. Edge detection algorithms for two-dimensional ecological data. *Ecology* 75: 956-965.
- Fortin, M.J. y Dale, M.R.T. 2005. *Spatial analysis: A guide for ecologists*, 1^a ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fortin, M. J., Dale, M. y Hoef, J. 2002. Spatial analysis in ecology. *Encyclopedia of Environmetrics* 4: 2051-2058.
- Fortin, M.J. y Drapeau, P. 1995. Delineation of ecological boundaries: comparison of approaches and significance tests. *Oikos* 72: 323-332.
- Fotheringham, A.S., Brunson, C. y Charlton, M. 2000. *Quantitative geography: Perspectives on spatial data analysis*. Sage Publications, London, UK.
- Fotheringham, A.S., Brunson, C. y Charlton, M. 2002. *Geographically Weighted Regression: the Analysis of Spatially Varying Relationships*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Franklin, S. 2001. *Remote sensing for sustainable forest management*. CRC Press. (Lewis), Boca Raton, FL, USA.
- Friendly, M. 1994. Mosaic displays for multi-way contingency tables. *Journal of the American Statistical Association* 89: 190-200.
- Friendly, M. 1999. Extending Mosaic Displays: Marginal, Condicional and Partial Views of Categorical Data. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 8(3): 373-395.
- Fuller, T. y Sarkar, S. 2006. LQGraph: a software package for optimizing connectivity in conservation planning. *Environmental Modelling & Software* 21: 750-755.
- Gabriel, E. y Diggle, P. 2009. Second-order analysis of inhomogeneous spatio-temporal point process data. *Statistica Neerlandica* 63: 43-51.
- Gallardo A. 2003. Effect of tree canopy on the spatial distribution of soil nutrients in a Mediterranean Dehesa. *Pedobiologia* 47: 117-125
- Gallardo A., Rodríguez-Saucedo, J. J., Covelo, F. y Fernández-Alés, R. 2000. Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil* 222: 71-82
- Garlipp, T. y Müller, C.H. 2006. Detection of linear and circular shapes in image analysis. *Computational Statistics & Data Analysis* 51: 1479-1490.
- Gasser, T., Kneip, A. y Köhler, W. 1991. A flexible and fast method for automatic smoothing. *Journal of the American Statistical Association* 86: 643-652.
- Gasser, T., Sroka, L. y Jennen-Steinmetz, C. 1986. Residual variance and residual pattern in nonlinear-regression. *Biometrika* 73: 625-633.
- Gatrell, A. C. Bailey, T. C., Diggle P. J. y Rowlingson, B. S. 1996. Spatial point pattern analysis and its application in geographical epidemiology. *Transactions of the institute of British Geographers* 21: 256-274.
- Gavilán, R.G., Sánchez-Mata, D., Escudero, A. y Rubio, A. 2002. Spatial structure and interspecific interactions in Mediterranean high mountain vegetation (Sistema Central, Spain). *Israel Journal of Plant Science* 50: 217-228.

- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests En *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests* (eds. Churchill, S.P., Balslev, H., Forero, E. y Luteyn J. L.), pp. 103-126. New York Botanical Garden, New York.
- Gentry, A. H. y Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*. 19: 149-156.
- Gersani, M., Brown, J. S., O'Brien, E. E., Maina, G. M. y Abramsky, Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology* 89: 660-669.
- Getzin, S., Dean, C., He, F., Trofymow, J. A., Wiegand, K. y Wiegand, T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, 29: 671-682.
- Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K. y He, F. 2008. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology* 96: 807-820.
- Gilbert, R.O. 1987. *Statistical Methods for Environmental Pollution Monitoring*. Wiley.
- Giménez-Benavides, L. 2006. *Cambio climático en la alta montaña mediterránea. Ecología reproductiva, potencial adaptativo y viabilidad poblacional de Silene ciliata*. Tesis Doctoral. Dpto. de Matemáticas y Física Aplicadas y Ciencias Naturales. Universidad Rey Juan Carlos. Móstoles, Madrid. 196 pp.
- Giménez-Benavides, L., Dötterl, S., Jürgens, A., Escudero, A. y Iriondo, J. M. 2007a. Generalist diurnal pollination provides greater fitness in a plant with nocturnal pollination syndrome: assessing the effects of a *Silene-Hadena* interaction. *Oikos* 116: 1461-1472.
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A. y Iriondo, J. M. 2007b. Reproductive limits of a late-flowering high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New Phytologist* 173: 367-382
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A. y Iriondo, J. M. 2007c. Local adaptation enhance seedling recruitment along an altitudinal gradient in high mountain Mediterranean plant. *Annals of Botany* 99: 723-734.
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A., Perez-Garcia, F. 2005. Seed germination of high mountain Mediterranean species, altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecological Research* 20: 433-444.
- Gimeno, T.E., Valladares, F. y Escudero, A. 2009. Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean holm oak seedlings to drought and cold. *Tree Physiology* 29: 87-98.
- Goetz, S.J., Baccini, A., Laporte, N.T., Johns, T., Walker, W., Kellndorfer, J., Houghton, R.A. y Sun, M. 2009. Mapping and monitoring carbon stocks with satellite observations: A comparison of methods. *Carbon Balance and Management* 4: 2.
- Goldberg, D. E. 1987. Neighbourhood competition in an old field plant community. *Ecology* 68: 1211-1223.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R. y Quero, J. L. 2005. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28: 757-768
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. y Baraza, J. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- González-Alonso, F., Merino-De-Miguel, S., Roldán-Zamarrón, A., García-Gigorro, S. y Cuevas, J.M. 2006. Forest biomass estimation through NDVI composites. The role of remotely sensed data to assess Spanish forests as carbon sinks. *International Journal of Remote Sensing* 27: 5409-5415.
- González-Rodríguez V., Villar R. y Navarro R. M. 2008. Regeneración de cuatro especies de *Quercus*. Influencia del progenitor y del micrositio. En: *Pastos, clave en la gestión de los territorios: Integrando disciplinas*. (eds: Fernández Rebollo, P., Gómez, A., Guerrero, J. E.,

- Garrido, A., Calzado, C., García, A. M., Carbonero, M. D., Blázquez, A., Escuin, S., y Castillo, S.), pp. 267-273. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía.
- Gordon, H.R., Brown, J.W. y Evans, R.H. 1988. Exact Rayleigh scattering calculations for use with the Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner. *Applied Optics* 31: 4247-4259.
- Goreaud, F. y Pélissier, R. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science* 10: 433-438.
- Gottfried, M., Pauli, H. y Grabherr, G. 1999. A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming. *Diversity and Distribution* 5: 241-251.
- Grabherr, G., Gottfried, M. y Pauli, H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448.
- Greuter, W. 1995. *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification. *Taxon* 44: 543-581.
- Griffith, D.A. 2008. Spatial-filtering-based contributions to a critique of geographically weighted regression (GWR). *Environment and Planning A* 40: 2751-2769.
- Grillenzoni, C. 2008. Robust nonparametric estimation of the intensity function of point data. *Asta-Advances in Statistical Analysis* 92: 117-134.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Grubestic, T. H., Matisziw, T. C., Murray, A. T. y Snediker, D. 2008. Comparative approaches for assessing network vulnerability. *International Regional Science Review* 31: 88-112.
- Guisan, A. y Zimmerman, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Gutián, P. y Medrano, M. 2000. Sex expression and fruit set in *Silene littorea* (Caryophyllaceae): variation among populations. *Nordic Journal of Botany* 20: 467-473.
- Günter, S., Weber, M., Erreis, R. y Aguirre, N. 2007. Influence of distance to forest edges on natural regeneration of abandoned pastures: a case study in the tropical mountain rainforest of Southern Ecuador. *European Journal Forest Research* 126: 67-75.
- Gustafson, E. J. y Gardner, R. H. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77: 94-107.
- 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.
- Haining, R.P. 2003. *Spatial data analysis: theory and practice*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hall, P. 1992. Effect of bias estimation on coverage accuracy of bootstrap confidence-intervals for a probability density. *Annals of Statistics* 20: 675-694.
- Hall, P., Sheather, S.J., Jones, M.C. y Marron, J.S. 1991. On optimal data-based bandwidth selection in kernel density-estimation. *Biometrika* 78: 263-269.
- Hall, P. y Titterton, D.M. 1992. Edge-preserving and peak-preserving smoothing. *Technometrics* 34: 429-440.
- Halley, J.M. y Kunin, W.E., 1999. Extinction risk and the 1/f family of noise models. *Theoretical Population Biology* 56: 215-230.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. y Sactena, F.N. 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. The East West Center. Honolulu-USA.
- Hannah, L., Midgley, G. F., Lovejoy, T., Bond, W. J., Bush, M., Lovett, J. C., Scott, D. y Woodward, F. I. 2002. Conservation of biodiversity in a changing climate. *Conservation Biology* 16: 264-268.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution* 4: 113-114.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hanski, I. y Ovaskainen, O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404: 755-758.

- Härdle, W. y Marron, J.S. 1991. Bootstrap simultaneous error bars for nonparametric regression. *Annals of Statistics* 19: 778-796.
- Harms, K. E., Wright, S. P., Calderón, O., Hernandez, A. y Herre, E. A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Harris, L. y Silva-Lopez, G. 1992. Forest fragmentation and the conservation of biological diversity. En *Conservation Biology. The theory and practice of nature conservation preservation and management* (eds. Fielder, P. L. y Jain, S. K.), pp. 197-237. Chapman & Hall. New York.
- Hastie, T. y Tibshirani, R. 1986. Generalized additive models. *Statistical Science* 1: 297-318.
- Hastie, T. y Tibshirani, R. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London.
- Hastie, T. y Tibshirani, R. 1993. Varying-coefficient models. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 55: 757-796.
- Hastings, H.M. y Sugihara, G., 1993. *Fractals, a user's guide for natural sciences*. Oxford University Press, New York.
- Hausdorff, J.M., Mitchell, S.L., Firtion, R., Peng, C.K., Cudkowicz, M.E., Wei, J.Y. y Goldberger, A.L., 1997. Altered fractal dynamics of gait: reduced stride-interval correlations with aging and huntingtons disease. *Journal of Applied Physiology* 82: 262-269.
- He, F. y Duncan, R. 2000. Density dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology* 88: 676-688.
- Heegaard, E. y Vandvik, V. 2004. Climate change affects the outcome of competitive interactions-an application of principal response curves. *Oecologia* 139: 459-466.
- Hegyí, F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. En: *Growth Models for Tree and Stand Simulation* (ed. Fries, J.), pp. 74-90. Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden.
- Hein, S., Pfenning, B., Hovestadt, T. y Poethke, H. J. 2004. Patch density, movement pattern and realised dispersal distances in a patch-matrix landscape: a simulation study. *Ecological Modelling* 174: 411-420.
- Heinz, S. K., Conrad, L., Wissel, C. y Frank, K. 2005. Dispersal behavior in fragmented landscapes: deriving a formula for patch accessibility. *Landscape Ecology* 20: 83-99.
- Henderson, A., Churchill, S. P. y Luteyn, J. L. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature*. 351: 21-22.
- Herben, T., Düring, H. J. y Krahulec, F. 1995. Spatiotemporal dynamics in mountain grasslands: species autocorrelations in space and time. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30: 185-196.
- Hernández, L., de los Santos, A. y Ferrer, F. J. 2006. Relationships between life history features and thermal environment in two species of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) living on a sandy beach of southeastern Tenerife (Canary Islands). *IV Sandy Beaches Symposium* Vigo.
- Herrera, C.M. 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72: 1436-1448.
- Herrero, A., Quero, J. L. y Zamora, R. 2008. Heterogeneidad ambiental a pequeña escala y patrones espaciales de supervivencia de especies leñosas en áreas de montaña mediterránea (Sierra Nevada, Granada). En: *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones* (eds. Maestre, F. T., Escudero A. y Bonet, A.), pp. 637-648. Asociación Española de Ecología Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- Herrmann, E., Gasser, T. y Kneip, A. 1992. Choice of bandwidth for kernel regression when residuals are correlated. *Biometrika* 79: 783-795.
- Herrmann, E. y Maechler, M. 2009. lokern: Kernel Regression Smoothing with Local or Global Plug-in Bandwidth. R package version 1.0-8. URL <http://CRAN.R-project.org/package=lokern>
- Hess, G. R. 1994. Conservation corridors and contagious disease: a cautionary note. *Conservation Biology* 8: 256-262.
- HidroSIG, versión 3. 0 Beta, 2003. *Manual de Usuario*. Escuela de Geociencias y Medio Ambiente Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. (URL: <http://hidraulica.unalmed.edu.co/hidrosig>)

- Hiernaux, P., 1998. Effects of grazing on plant species composition and spatial distribution in rangelands of the Sahel. *Plant Ecology* 138: 191-202.
- Hill, M. O. y Gauch, H. G. 1980. Detrended Correspondence Analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hirsch, R.M., Slack, J.R. y Smith, R.A. 1982. Techniques of trend analysis for monthly water quality data. *Water Resources Research* 18: 107-121.
- Hodgson, J., Thomas, C. D., Wintle, B. A. y Moilanen, A. 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology* 46: 964-969.
- Holderegger, R. y Wagner, H. H. 2008. Landscape genetics. *Bioscience* 58: 199-208.
- Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43: 68-78.
- Holmes R. L. 1992. *Dendrochronology Program Library*. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson.
- Holmgren, M., Scheffer, M. y Huston, M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Horne, J.S. y Garton, E.O. 2006. Likelihood cross-validation versus least squares cross-validation for choosing the smoothing parameter in kernel home-range analysis. *Journal of Wildlife Management* 70: 641-648.
- Hu, K., Ivanov, P.C., Chen, Z., Carpena, P. y Stanley, H.E. 2001. Effect of trends on Detrended Fluctuation Analysis. *Physical Review E* 64:1-19.
- Hubbel, S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its applications to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16: 9-21.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hubbel, S. P., Condit, R. y Foster, R. B. 1990. Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 330: 269-281.
- Hubbel, S. P. y Foster, R. B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* 63: 48-61.
- Hurvich, C.M., Simonoff, J.S. y Tsai, C.L. 1998. Smoothing parameter selection in nonparametric regression using an improved Akaike information criterion. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Statistical Methodology)* 60: 271-293.
- Hutchings, M.J., John, E.A. y Wijesinghe, D.K. 2003. Toward Understanding the Consequences of Soil Heterogeneity for Plant Populations and Communities. *Ecology* 84: 2322-2334.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symp. *Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Idrisi versión 15. 01. 2006. Clark Labs, Clark University. Worcester MA. (URL: <http://www.clarklabs.org>)
- Iglesias, M. C. y Bell, G. 1989. The small-scale spatial distribution of male and female plants. *Oecología* 80: 229-235.
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H. y Stoyan, D. 2008. *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Imbernom, J. y Branthomme, A. 2001. Characterization of landscape patterns of deforestation in tropical rain forest. *International Journal of Remote Sensing* 22: 1753-1765.
- Internicola, A., Juillet, N., Smithson, A. y Gigord, L. 2006. Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. *Oecologia* 150: 435-441.
- IPCC. 2007a. *Afforestation, Reforestation, y Deforestation (ARD) Activities*. IPCC Special Report on Land Use, Land-Use Change y Forestry. http://www.grida.no/Climate/ipcc/land_use/112.htm 3.
- IPCC. 2007b. *Climate Change 2007. Synthesis Report*. IPCC Fourth Assessment Report.

- Jacquemin, H., Endels, P., Honnay, O. y Wiegand, T. 2010. Evaluating management interventions in small population of a perennial herb *Primula vulgaris* using spatio-temporal analyses of point patterns. *Journal of Applied Ecology* 47: 431-440.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jokisch, B. D. y Bridget M. L. 2002. One last stand? Forest change on Ecuador's eastern cordillera. *The Geographical Review* 92: 235-256.
- Jongman, R. H. G., Ter Braak, C. J. G. y Van Tongeren, O. F. R. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc.Wageningen
- Jordán, F., Baldi, A., Orci, K. M., Racz, I. y Varga, Z. 2003. Characterizing the importance of habitat patches and corridors in maintaining the landscape connectivity of a *Pholidoptera transsylvanica* (Orthoptera) metapopulation. *Landscape Ecology* 18: 83-92.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J. L. y García-Fayos, P. 2008. Procesos de limitación demográfica. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, (ed. Valladares, F.), pp. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Jørgensen, P. M. y León-Yáñez, S. 1999. *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. Missouri Botanical Garden. St. Louis-USA.
- Jurena, P. N. y Archer, S. 2003 Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology* 84: 907-919.
- Jürgens, A. 2004. Flowerscent composition in diurnal *Silene* species (Caryophyllaceae): phylogenetic constraints or adaption to flower visitors? *Biochemical Systematics and Ecology* 32: 841-859
- Kadmon, R. y Shmida, A. 1990. Patterns and causes of spatial variation in the reproductive success of a desert annual. *Oecologia* 83: 139-144.
- Kareiva, P. M. y Shigesada, N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56: 234-238.
- Kattan, G. H., Alvarez-Lopez, H. y Giraldo, M. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.
- Kazakis, G., Ghosn, D., Vogiatzakis, I.N. y Papanastasis, V.P. 2006. Vascular plant diversity and climate change in the alpine zone of the Lefka Ori, Crete. *Biodiversity and Conservation* 24(4): 411-418.
- Keating, P. L. 1998. Effects of anthropogenic disturbances on páramo vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography* 19: 221-238.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., ElAich, A., Papanastasis, V. y de Ruiter, P.C. 2007a. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449:213-218.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., van Baalen, M. y Loreau, M. 2007b. Local facilitation, bistability and transition in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71: 367-379.
- Keitt, T., Urban, D. y Milne, B. T. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* 1: art 4.
- Kelsall, J. E. y Diggle, P. J. 1995a. Kernel estimation of relative risk. *Bernoulli* 1: 3-16.
- Kelsall, J. E. y Diggle, P. J. 1995b. Non-parametric estimation of spatial variation in relative risk. *Statistics in Medicine* 14: 559-573.
- Kelsall, J. E. y Diggle, P. J. 1998. Spatial variation in risk of disease: a nonparametric binary regression approach. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)* 47: 559-573.
- Kent, M. y Coker, P. 1992. *Vegetation description and analysis. a practical approach*. CRC Press, Boca Ratón.
- Kephart S., Reynolds R. J., Rutter M. T., Fenster C. B. y Dudash M. R. 2006. Pollination and seed predation by moths on *Silene* and allied Caryophyllaceae: evaluating a model system to study the evolution of mutualisms. *New Phytologist* 169: 667-680.

- Kikvidze, Z., Khetsuriani, L., Kikodze, D. y Callaway, R.M. 2001. Facilitation and interference in subalpine meadows of central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* 12: 833-838.
- Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Brooker, R.W., Choler, P., Lortie, C., Michalet, R. y Callaway, R.M. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study. *Ecology* 86: 1395-1400.
- Klanderud, K. 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology* 93: 127-137.
- Klinkharmer, P. G. L. y de Jong, T. J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405.
- Korçak, J., 1938. Deux types fondamentaux de distribution statistique. *Bulletin de l'Institut International de Statistique* III: 295-299.
- Körner, Ch. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology in high mountain ecosystems*, 2nd edition. Springer, Berlin
- Körner, Ch. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 569-574.
- Körner, Ch. y Larcher, W. 1988. Plant life in cold climates. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 42: 25-57.
- Krankina, O.N., Harmon, M.E., Cohen, W.B., Oetter, D.R., Olga, Z. y Duane, M.V. 2004. Carbon stores, sinks, and sources in forests of northwestern Russia: Can we reconcile forest inventories with remote sensing results? *Climatic Change* 67: 257-272.
- Kudo, G. y Hirao, A. 2006. Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Population Ecology* 48: 49-58.
- Kunstler, G., Thomas, C., Bouchaud, M. y Jacques L. 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 379-388.
- Lambrecht, S. C., Loik, M. E., Inouye, D. W. y Harte J. 2007. Reproductive and physiological responses to simulated climate warming for four subalpine species. *New Phytologist* 173: 121-134.
- Laurance, W. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91: 109-117.
- Laver, P.N. y Kelly, M.J. 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management* 72: 290-298.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Legendre, P. 2000. Comparison of permutation methods for the partial correlation and partial Mantel tests. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 67: 37-73.
- Legendre, L. y Fortin M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 207-138.
- Legendre, P. y Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*, 2^a ed. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- Leiss, K. A. y Klinkharmer, P. G. L. 2005a. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: Implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6: 317-324.
- Leiss, K. A. y Klinkhamer, P. G. L. 2005b. Genotype by environment interactions in the nectar production of *Echium vulgare*. *Ecology* 19: 454-459.
- Leps, J. y Smilauer, P. 2004. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lesne, A. 2006. Complex networks: from graph theory to biology. *Letters in Mathematical Physics* 78: 235-262.

- Leung, Y., Mei, C.L. y Zhang, W.X. 2000. Statistical tests for spatial nonstationarity based on the geographically weighted regression model. *Environment and Planning A* 32: 9-32.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion y population interactions. *The American Naturalist* 108: 207-228.
- Linares, J. C. y Carreira, J. A. 2009. Temperate-like stand dynamics in relict Mediterranean-fir (*Abies pinsapo*, Boiss.) forests from Southern Spain. *Annals of Forest Science* 66: 610.
- Linares, J. C., Camarero, J. J. y Carreira, J. A. 2009. Interacting effects of climate y forest-cover changes on mortality y growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18: 485-497.
- Linares, J.C., Camarero, J.J. y Carreira, J.A. 2010a. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: Insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology* 98: 592-603.
- Linares, J.C., J.J. Camarero, M.A. Bowker, V. Ochoa y J.A. Carreira. 2010b. Stand-structural effects on *Heterobasidion abietinum*-related mortality following drought events in *Abies pinsapo*. *Oecologia* 164: 1107-1119.
- Linares, J.C. 2011. Biogeography and evolution of *Abies* (Pinaceae) in the Mediterranean Basin. The roles of long-term climatic changes and glacial refugia. *Journal of Biogeography* 38: 619-630.
- Linares, J.C., Carreira, J.A. y Ochoa, V. 2011a Human impacts drive forest structure and diversity. Insights from Mediterranean mountain forest dominated by *Abies pinsapo*. *European Journal of Forest Research* 130: 533-542.
- Linares, J.C., A. Delgado-Huertas y J.A. Carreira. 2011b. Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo* - *Pinus halepensis* forest. *Climatic Change* 105: 67-90.
- Lindborg, R. y Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840-1845.
- Little, S. J., Harcourt, R. G. y Clevenger, A. P. 2002. Do wildlife passages act as prey-traps? *Biological Conservation* 107: 135-145.
- Lloyd, D. 1990. A phenological classification of terrestrial vegetation cover using shortwave vegetation index imagery. *International Journal of Remote Sensing* 11: 2269-2279.
- Loehle, C. y Li, B.-L. 1996. Statistical properties of ecological and geologic fractals. *Ecological Modelling* 85: 271-284.
- Loehle, C., Li, B.-L. y Sundell, R.C. 1996. Forest spread and phase transitions at forest-prairie ecotones in Kansas, U.S.A. *Landscape Ecology* 11: 225-235.
- Lookingbill, T. R. y Zabala, M. A. 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science* 11: 607-612.
- Loosmore, N. B. y Ford, E. D. 2006. Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology*, 87(8): 1925-1931.
- Lozano, P., Delgado, T. y Aguirre, Z. 2003. *Estado natural de la flora endémica exclusiva y su distribución en el occidente del Parque Nacional Podocarpus*. FUNBOTANICA. Loja-Ecuador.
- Luteyn, J., 2002. Diversity, adaptation and endemism in neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. *The Botanical Review* 68: 55-87.
- Luyssaert, S., Ciais, P., Piao, S., Schulze, E.-D., Jung, M., Zaehle, S., Reichstein, M., Churkina, G., Papale, D., Abril, G., Beer, C., Grace, J., Loustau, D., Matteucci, G., Magnani, F., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Verbeeck, H., Sulkava, M., van der Werf, G. and Janssens, I. 2009. The European carbon balance revisited. Part 3: Forests. *Global Change Biology* 16: 1429-1450
- Luyssaert, S., Inglima, I., Jung, M., Richardson, A.D., Reichstein, M., Papale, D., Piao, S.L., Schulze, E.D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beer, C., Bernhofer, C., Black, K.G., Bonal, D., Bonnefond, J.M., Chambers, J., Ciais, P., Cook, B., Davis, K.J., Dolman, A.J., Gielen, B., Goulden, M., Grace, J., Granier, A., Grelle, A., Griffis, T., Gronwald, T., Guidolotti, G., Hanson, P.J., Harding, R., Hollinger, D.Y., Hutyrá, L.R., Kolari, P., Kruijft, B., Kutsch, W.,

- Lagergren, F., Laurila, T., Law, B.E., Le Maire, G., Lindroth, A., Loustau, D., Malhi, Y., Mateus, J., Migliavacca, M., Misson, L., Montagnani, L., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J.W., Nikinmaa, E., Ollinger, S.V., Pita, G., Rebmann, C., Roupsard, O., Saigusa, N., Sanz, M.J., Seufert, G., Sierra, C., Smith, M.L., Tang, J., Valentini, R., Vesala, T. y Janssens, I.A. 2007. CO2 balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* 13: 2509-2537.
- MA. 2005. *Millenium Ecosystem Assessment*. URL: <http://www.millenniumassessment.org/en/Global.html>
- Madsen, J. E., Øllgaard, B., 1994. Floristic composition, structure, and dynamics of an upper montane rainforest in Southern Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 14: 403-423.
- Maestre F. T. 2002. *La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos*. Tesis doctoral Universidad de Alicante. Alicante. 365 pp. Edición en línea URL: <http://www.cervantesvirtual.com/FichaObra.html?Ref=8589>
- 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. 2006. Linking the spatial patterns of organisms and abiotic factors to ecosystem function and management: Insights from semi-arid environments. *Web Ecology* 6: 75-87.
- Maestre, F. T., Bautista, S. y Cortina, J. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84:3186-3197.
- Maestre, F. T., Bradford, M. y Reynolds, J. F. 2006. Soil heterogeneity and community composition jointly influence grassland biomass. *Journal of Vegetation Science* 17: 261-270
- Maestre, F. T. y Cortina, J. 2002. Spatial pattern of surface properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241: 279-291.
- Maestre, F.T. y Cortina, J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B Supplement*, 271: S331-S333.
- Maestre, F. T., Cortina J., Bautista, S., Bellot, J. y Vallejo, R. 2003. Small-scale environmental heterogeneity and spatitemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems* 6: 630-643.
- Maestre, F. y Quero, J. L. 2008. Análisis espacial mediante índices de distancia (SADIE). En: *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones* (eds. Maestre, F. T., Escudero A. y Bonet, A.), pp. 130-182. Asociación Española de Ecología Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- Maestre, F.T., Valladares, F. y Reynolds, J.F., 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93: 748-757.
- Majka, D., Jenness, J. y Beier, P. 2007. *CorridorDesigner: ArcGIS tools for designing and evaluating corridors*. URL: <http://corridordesign.org>.
- Mandelbrot, B. 1982. *The fractal geometry of nature*. W. H. Freeman, New York.
- Manson, A. D., Jewitt, D y Short, A. D. 2007. Effects of season and frequency of burning on soils and landscape functioning in a moist montane grassland. *African Journal of Range and Forage Science* 24: 9-18.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F., Verdú, M. y Zamora, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. Valladares, F.), pp. 69-99. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Marañón, T., Zamora, R., Villar, R., Zavala, M. A., Quero, J. L., Pérez-Ramos, I., Mendoza, I. y Castro, J. 2004. Regeneration of tree species and restoration under contrasted mediterranean

- habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30: 187-196
- Marchette, D. 2009. Filtered kernel density estimation. *Computational Statistics* 1: 106-109.
- Martínez, B. y Gilabert, M.A. 2009. Vegetation dynamics from NDVI time series analysis using the wavelet transform. *Remote Sensing of Environment* 113: 1823-1842.
- Mason, W. L., Connolly, T., Pommerening, A. y Edwards, C. 2007. Spatial structure of semi-natural and plantation stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in northern Scotland. *Forestry* 80: 567-586.
- Matlack, G. R. y Harper, J. L. 1986. Spatial distribution and the performance of individual plants in a natural population of *Silene dioica*. *Oecologia* 70: 121-127.
- Maurice, S. 1999. Gynomonoeicy in *Silene italica* (Caryophyllaceae): Sexual phenotypes in natural populations. *Plant Biology* 1: 346-350.
- McDonnell, M. D., Possingham, H. P., Ball, I. R. y Cousins, E. A. 2002. Mathematical methods for spatially cohesive reserve design. *Environmental Modelling and Assessment* 7: 107-114.
- McGarigal, K., Cushman, S. A., Neel, M. C. y Ene, E. 2002. *Fragstats: spatial patterns analysis programs for categorical maps*. University of Massachusetts, Landscape Ecology Program. . Amherst, Massachusetts.
- McRae, B. H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60: 1551-1561.
- McRae, B. H. y Beier, P. 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 19885-19890.
- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H. y Shah, V. B. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology and conservation. *Ecology* 10: 2712-2724.
- Mech, S. G. y Hallett, J. G. 2001. Evaluating the effectiveness of corridors: a genetic approach. *Conservation Biology* 15: 467-474.
- Meffe, G.K. y Carroll, C.R. 1997. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, USA.
- Mena, C. 2004. *Factores demográficos y socio-económicos que contribuyen con la deforestación y la generación de bosques secundarios. Proyecto colonización agrícola en la Amazonía ecuatoriana*. University of North Carolina. Dirham-USA.
- Menoni, E. 1991. *Ecologie et dynamique des populations du grand tetras dans les Pyrenees*. Tesis doctoral, Université Paul Sabatier, Toulouse, Francia.
- Millington, A. C., Velez-Liendo, X. M. y Bradley, A. V. 2003. Scale dependence in multi temporal mapping of forest fragmentation in Bolivia: implications for explaining temporal trends in landscape ecology and applications to biodiversity conservation. *Photogrammetry and Remote Sensing* 57: 289-299.
- Ministerio de Medio Ambiente. 2005. *Tercer Inventario Forestal Nacional, Lleida*. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid, España.
- Minor, E. S. y Urban, D. L. 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological Applications* 17: 1771-1782.
- Minor, E. S. y Urban, D. L. 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology* 22: 297-307.
- Miriti, M. N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94: 973-979.
- Mitchell, R. J. y Shaw, R. G. 1993. Heritability of floral traits for the perennial wild flower *Penstemon centranthifolius* (Scrophulariaceae): clones and crosses. *Heredity* 71: 185-192.
- Mladenoff, D. J. y DeZonia, B. 2004. *APACK 2.23 analysis software user's guide*. Forest Landscape Ecology Lab, Dept. of Forestry, UW-Madison, Madison, Estados Unidos de América. URL: <http://forestlandscape.wisc.edu/Projects/apack>.
- Moeur, M. 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla/Thuja plicata* forest. *Forest Ecology and Management* 94: 175-186.

- Moilanen, A. y Nieminen, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83: 1131-1145.
- Molau, U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research* 25: 391-402.
- Molau, U., Nordenhall, U. y Eriksen, B. 2005. Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: A 10 years study from Swedish Lapland. *American Journal of Botany* 92: 422-431.
- Möller, J. y Waagepetersen, R. 2003. *Statistical inference and simulation for spatial point processes*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.
- Möller, J. y Waagepetersen, R. P. 2007. Modern statistics for spatial point processes. *Scandinavian Journal of Statistics* 34: 643-684.
- Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9: 747-766.
- Montero, G., Ruiz-Peinado, R. y Muñoz, M. 2006. *Producción de biomasa y fijación de CO2 por los bosques españoles*. Monografías INIA, Serie Forestal nº 13. Madrid.
- Montesinos, D., Verdú, M. y García-Fayos, P. 2007. Moms are better nurses than dads: gender biased self-facilitation in a dioecious *Juniperus* tree. *Journal of Vegetation Science* 18 (2): 271-280.
- Moore, H. M., Fox, H. R., Harrouni, M. C. y El Alami, A. 1998. Environmental challenges in the Rif mountains, northern Morocco. *Environmental Conservation* 25: 354-365.
- Moore, I. D., Lewis, A. y Gallant, J. C. 1993. Terrain properties: estimation methods and scale effects. En: *Modeling Change in Environmental Systems* (eds. Jakeman, A. J., Beck, M. B. y McAleer, M. J.), pp. 189-214, John Wiley y Sons, New York.
- Moreno Moral, G. y Sánchez Pedraja, O. 2004. *Informe sobre la notable importancia botánica del Macizo de Peña Prieta*. Informe inédito. URL: <http://www.pdsg.es/descargas/informes/botanica2.pdf>
- Müller, C.H. y Garlipp, T. 2005. Simple consistent cluster methods based on redescending M-estimators with an application to edge identification in images. *Journal of Multivariate Analysis* 92: 359-385.
- Müller, H.G. 1992. Change-points in nonparametric regression analysis. *Annals of Statistics* 20: 737-761.
- Muñoz, J., Felicísimo, A. M., Cabezas, F., Burgaz, A. R. y Martínez, I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304: 1144-1147.
- Murrell, D. J. 2009. On the emergent spatial structure of size-structured populations: when does self-thinning lead to a reduction in clustering? *Journal of Ecology* 97: 256-266.
- Murrell, D. J., Purves, D. W. y Law, R. 2001. Uniting patterns and process in plant ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 529-530.
- Myers, N., Mittermeyer, R. A., Mittermeyer, C. G., da Fonseca, G. A. B. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nagol, J.R., Vermote, E.F. y Prince, S.D. 2009. Effects of atmospheric variation on AVHRR NDVI data. *Remote Sensing of Environment* 113: 392-397.
- Nakaya, T., Fotheringham, A.S., Brunson, C. y Charlton, M. 2005. Geographically weighted Poisson regression for disease association mapping. *Statistics in Medicine* 24: 2695-2717.
- Nathan, R. y Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. y Tsoar, A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 638-647.
- Navarro Cerrillo, R. M., Lara Fernández, A., Blanco Oyonarte, P., Calzado Martínez, C., López-Quintanilla, J., Fernández-Cancio, A., Guzmán Álvarez, J. R. y Sánchez-Salguero, R. 2006. Aproximación a la definición del habitat fisiográfico del *Abies pinsapo* Boiss. en Andalucía. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales*: 137-152.

- Navarro, L. 2000. Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers as pollinators. *American Journal of Botany* 87: 980-985.
- Naves Cienfuegos, J. 2007. La estación de esquí de San Glorio y los osos pardos: consideraciones legales y biológicas de un proyecto. *Locustella* 4: 80-85.
- Neel, M. C. 2008. Patch connectivity and genetic diversity conservation in the federally endangered and narrowly endemic plant species *Astragalus albens* (Fabaceae). *Biological Conservation* 141: 938-955.
- Nicholson, E., Westphal, M. I., Frank, K., Rochester, W. A., Pressey, R. L., Lindenmayer D. B. y Possingham, H. P. 2006. A new method for conservation planning for the persistence of multiple species. *Ecology Letters* 9: 1049-1060.
- Niemelä, J. 2001. The utility of movement corridors in forested landscapes. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3: 70-78.
- Nobel, P. S., Miller, P. y Gram, E. 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* 92: 90-96.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Lasanta, T. y Lopez Moreno, J. I. 2008. Climate change in Mediterranean Mountains during the 21st Century. *Ambio* 37: 280-285.
- Noss, R. F. 1987. Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology* 1: 159-164.
- O'Brien, D., Manseau, M., Fall, A. y Fortin, M. J. 2006. Testing the importance of spatial configuration of winter habitat for woodland caribou: an application of graph theory. *Biological Conservation* 130: 70-83.
- Oden, N.L., Sokal, R.R., Fortin, M.J. y Goebel, H. 1993. Categorical wombling - detecting regions of significant change in spatially located categorical variables. *Geographical Analysis* 25: 315-336.
- Ohashi, K. y Yahara, T. 2000. Effects of flower production and predispersal seed predation on reproduction in *Cirsium purpuratum*. *Canadian Journal of Botany* 78: 230-236.
- Økland, R. H. y Eilertsen, O. 1994. Canonical correspondence analysis with variation partitioning: some comments and an application. *Journal of Vegetation Science* 5: 117-126
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H. y Wagner, H. 2008. *vegan: Community Ecology Package*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olano, J. M. y Luzuriaga, A. L. 2008. Métodos para incorporar la estructura espacial en el análisis de datos multivariantes. En: *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y aplicaciones*. (eds. Maestre, F. T., Escudero, A. y Bonet, A.), pp. 304-344. Asociación Española de Ecología Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- Oliver C. D. y Larson, B. C. 1990. *Forest Stand Dynamics*. McGraw-Hill, New York.
- Opdam, P. y Wascher, D. 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117: 285-297.
- Oyonarte, C., Alcaraz-Segura, D., Oyarzabal, M., Paruelo, J. y Cabello, J. 2010. Sistema de apoyo a la gestión de reservas de la biosfera basado en el monitoreo de la productividad primaria: ensayo en Cabo de Gata-Níjar (Almería-España). . En: *Reservas de la Biosfera. Su contribución a la provisión de servicios ecosistémicos. Experiencias exitosas en Iberoamérica* (eds. Araya Rosas, P. y Clüsener Godt, M.), pp. 119-154. UNESCO. Paris
- Pacala, S.W. y Tilman, D. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *The American Naturalist* 143: 222-257.
- Palacios, D., De Andrés, N. y Luengo, E. 2003. Distribution and effectiveness of nivation in Mediterranean mountains: Peñalara (Spain). *Geomorphology* 54: 157-178.
- Palacios, D. y Garcia, S. 1997. The distribution of high mountain vegetation in relation to snow cover: Peñalara, Spain. *Catena* 30: 1-40.

- Paruelo, J.M. 2008. La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas* 17: 4-22.
- Paruelo, J.M., Burke, I.C. y Lauenroth, W.K. 2001. Land-use impact on ecosystem functioning in eastern Colorado, USA. *Global Change Biology* 7: 631-639.
- Paruelo, J.M. y Lauenroth, W.K. 1995. Regional patterns of normalized difference vegetation index in North American shrublands and grasslands. *Ecology* 76: 1888-1898.
- Parzen, E. 1962. On the estimation of a probability density and mode. *Annals of Mathematical Statistics* 33: 1065-1076.
- Pascual, M. y Dunne, J. A. 2006. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Pascual-Hortal, L. y Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* 21: 959-967.
- Pascual-Hortal, L. y Saura, S. 2008a. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research* 127: 23-31.
- Pascual-Hortal, L. y Saura, S. 2008b. Integración de la conectividad ecológica de los bosques en los instrumentos de planificación forestal a escala comarcal y regional. Propuesta metodológica y nueva herramienta de decisión. *Montes* 94: 31-37.
- Pauli, H., Gottfried, M. y Grabherr, G. 1996. Effects of climate change on mountain ecosystems – upward shifting of alpine plants. *World Resource Review* 8: 382-390.
- Pauli, H., Gottfried, M., Hohenwallner, D., Reiter, K., y Grabherr, G. 2004. *The GLORIA field manual-multi summit approach*. Luxembourg. URL: [http:// www. Gloria.ac.at/res/Gloria_home/](http://www.Gloria.ac.at/res/Gloria_home/)
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C. y Grabherr, G. 2006. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13: 147-156.
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C. y Grabherr, G. 2007. Signals of range expansion and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13: 147-156.
- Pelesma, E. J. y Bivand, R. S. 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5(2): 9–13.
- Pélissier, R. y F. Goreaud. 2001. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science* 12: 99-108.
- Peltzer, D. 2002. Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into prairie. *American Journal of Botany* 89: 494-499.
- Peng, C.-K., Buldyrev, S.V., Goldberger, A.L., Havlin, S., Sciortino, F., Simons, M. y Stanley, H.E. 1992. Long-range correlations in nucleotide sequences. *Nature* 356: 168-170.
- Peng, C.K., Buldyrev, S., Goldberger, A.L., Havlin, S., Simons, M. y Stanley, H.E. 1993. Finite-size effects on long-range correlations: implications for analyzing DNA sequences. *Physical Review E* 47:3730-3733.
- Pennings, S. C. y Callaway, R. M. 2000. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test. *Ecology* 81: 709-716
- Pennings, S. C. Selig, E. R., Houser, L. T. y Bertness, M. D. 2003. Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. *Ecology* 84: 1527-1538.
- Peñuelas, J. y Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- Peñuelas, J., Filella, I. y Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Peñuelas, J., Gordon C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M. y Gorissen, A. 2004. Noninvasive field experiments show different plant responses

- to warming and drought among sites, seasons, and species in a North-South European gradient. *Ecosystems* 7: 598-612.
- Perry, J. N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008-1017.
- Perry, J. N. y Dixon, P. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9: 133-141.
- Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomuiska, A. y Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- Perry, J.N., Winder, L., Holland, J. M., Alston, R.D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecological Letters* 2: 106-113.
- Peters, E. M., Martorell, C. y Ezcurra, E. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 593-601.
- Pettersson, M. W. 1991. Flower herbivory and seed predation in *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae): effects of pollination and phenology. *Holarctic Ecology* 14: 45-50.
- Pinto, N. y Keitt, T. H. 2009. Beyond the least-cost path: evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach. *Landscape Ecology* 24: 253-266.
- Pinzon, J., Brown, M.E. y Tucker, C.J. 2005. EMD correction of orbital drift artifacts in satellite data stream. En *Hilbert-Huang Transform and Its Applications* (eds Huang, N. E. y Shen S.S.), pp. 167-183. World Scientific Publishing Co., Singapur.
- Pitman N. C. A., Jørgensen, P., Williams, R. S. R., León-Yáñez S. y Valencia, R. 2002. Extinction-rates estimates for a modern neotropical flora. *Conservation Biology* 16: 1427-1431.
- Plotkin, J. B., Chave J. y Ashton P. S. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *The American Naturalist* 160: 629-644.
- Plotkin, J. B., Potts, M. D., Leslie, N., Manokaran, N., Lafrankie, J. y Ashton, P. S. 2000. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207(1): 81-99.
- Pogson, G. H., Taggart, C. T., Mesa, K. A. y Boutilier, R. G. 2001. Isolation by distance in the Atlantic cod, *Gadus morhua*, at large and small geographic scales. *Evolution* 55: 131-146.
- Pohle, P. y Gerique, A. 2008. Sustainable and non-sustainable use of natural resources by indigenous and local communities. En: *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador* (eds. Beck, E., Bendix, J., Kottke, I., Makeschin, F. y Mosandl R.), pp. 347-361. Ecological Studies, Vol. 198. Springer-Verlag. Berlín-Alemania
- Potter, C., Klooster, S., Tan, P., Steinbach, M., Kumar, V. y Genovese, V. 2005. Variability in terrestrial carbon sinks over two decades: Part 2 - Eurasia. *Global and Planetary Change* 49: 177-186.
- Price, M. V. y Waser, N. M. 1998. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology on a subalpine meadow. *Ecology* 79: 1261-1271.
- Primm, R. 2008. *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA U.S.A.
- Prince, S.D., Brown De Colstoun, E. y Kravitz, L.L. 1998. Evidence from rain-use efficiencies does not indicate extensive Sahelian desertification. *Global Change Biology* 4: 359-374.
- Proctor, M. F., McLellan, B. N., Strobeck, C. y Barclay, R. M. R. 2004. Gender-specific dispersal distances of grizzly bears estimated by genetic analysis. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1108-1118.
- Pugnaire, F. I., Armas, C. y Valladares, F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.
- Pugnaire, F.I. y Luque, M. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Pugnaire, F.I., Haase, P. y Puigdefabregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.

- Pulido, F.J. y Díaz, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Ecoscience* 12: 92-102.
- Purves, D.W., Zavala, M.A., Ogle, K., Prieto, F. y Rey-Benayas, J. M. 2007. Environmental heterogeneity bird-mediated directed dispersal and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77: 77-97
- Purvis, O.W., Coppins, B.J., Hawksworth, D.L., James, P.W. y Moore, D.M. 1992. *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications, London.
- Puterbaugh, M. N., Wied, A. y Galen, C. 1997. The functional ecology of gynodioecy in *Eritrichum aretioides* (Boraginaceae), the alpine forgetme-not. *American Journal of Botany* 84: 393-400.
- Puyravaud, J. 2003. Standardizing the calculation of the annual rate of deforestation. *Forest Ecology and Management* 177: 593-596.
- Qiu, P. 1997. Nonparametric estimation of jump surface. *Sankhya: The Indian Journal of Statistics* 59: 268-294.
- Qiu, P.H. 2004. The local piecewisely linear kernel smoothing procedure for fitting jump regression surfaces. *Technometrics* 46: 87-98.
- Qiu, P.H. y Yandell, B. 1998. A local polynomial jump-detection algorithm in nonparametric regression. *Technometrics* 40: 141-152.
- Quero, J. L., 2006. SADIE como herramienta de cuantificación de la heterogeneidad espacial: casos prácticos en el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada, España). *Ecosistemas* 15(3): 40-47
- Quero J. L. 2007. *Mecanismos y procesos implicados en la regeneración del bosque mediterráneo en respuesta a la heterogeneidad ambiental: desde la fisiología hasta la demografía* Tesis Doctoral. Universidad de Granada. España.
- Quero, J. M. 2007. *Parque Natural Sierra de Cardeña y Montoro 1989-2005*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Córdoba y Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía. Córdoba.
- Quero J. M. y Villar R. 2009. Parques naturales de Sierra de Cardeña y Montoro y Sierra de Andujar. Enciclopedia de Andalucía. En prensa.
- Quero, J. L., Villar, R. y Marañón, T. 2004. Tasas de fotosíntesis en plántulas de alcornoque y roble en distintos micrositios dentro del sotobosque. *Almoraima* 31: 101-110.
- Quero, J. L., Villar R., Marañón T. y Zamora R. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist* 170: 819-834
- R Development Core Team 2008. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- R Development Core Team. 2009. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Raffaele, E. y Veblen, T.T. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9: 693-698.
- Raich, J. W.; Rusell, A. E. y Vitousek, P. M. 1997. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i. *Ecology* 78: 702-721.
- Rand, T. A. 2004. Competition, facilitation, and compensation for insect herbivory in an annual salt marsh forb. *Ecology* 85: 2046-2052.
- Raventós J., Wiegand, T. y De Luis, M. 2010. Evidence for the spatial segregation hypothesis: a test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland. *Ecology* 91: 2110-2120.
- Ray, N. 2005. PathMatrix: a GIS tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes* 5: 177-180.
- Raz, J. 1990. Testing for no effect when estimating a smooth function by nonparametric regression - a randomization approach. *Journal of the American Statistical Association* 85: 132-138.

- Rees, M., Grubb, P.J. y Kelly, D. 1996. Quantifying the Impact of Competition and Spatial Heterogeneity on the Structure and Dynamics of a Four-Species Guild of Winter Annuals. *The American Naturalist* 147:1-32.
- Renzhong, W. y Qiong, G. 2003. Climate-driven change in shoot density and shoot density and shoot biomass in *Leymus chinensis* (Poaceae) on the North-east China Transect (NECT). *Global Ecology and Biogeography* 12: 249-259.
- Restrepo, C. y Gómez, N. 1998. Responses of understorey birds to anthropogenic edges in a Neotropical montane forest. *Ecological Applications* 8: 170-183.
- Rey Benayas, J. M., Navarro, J., Espigares, T., Nicolau, J. M. y Zavala, M. A. 2005. Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of Mediterranean abandoned cropland with contrasting *Quercus* species. *Forest Ecology and Management* 212: 302-314
- Reyes-Olivas, A., García-Moya, E. y López-Mata, L. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52: 431-445.
- Rich, P. M. 1989. *A manual for analysis of hemispherical canopy photography*. Los Alamos National Laboratory Report LA-11733-M.
- Richter, M. y Moreira-Muñoz, A. 2005. Heterogeneidad climática y diversidad de la vegetación en el sur de Ecuador: un método de fitoindicación. *Revista Peruana de Biología* 12: 217- 238.
- Rietkerk, M. y van de Koppel, J. 2008. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 169-175.
- Rietkerk, M., Boerlijst, M., van Langevelde, F., HilleRisLambers, R., van de Koppel, J., Kumar, L., Prins, H. y de Roos, A. 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *The American Naturalist* 160: 524-530.
- Rietkerk, M., Dekker, S.C., Wassen, M.J., Verkerk, A.W.M. y Bierkens, M.F.P., 2004. A putative mechanism for bog patterning. *The American Naturalist* 163: 699-708.
- Ripley, B. D. 1976. The second order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13: 255-266.
- Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 39: 172-212.
- Ripley, B. D. 1981. *Spatial statistics*. Wiley, New York.
- Ripley, B. D. 1988. *Statistical inference for spatial processes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rivas-Martínez, S. 1963. Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales del Instituto Botánico Cavanilles* 21: 5-330.
- Rivas-Martínez, S. 1987. *Mapa de las series de vegetación de España (escala 1: 400.000)*. ICONA, Madrid.
- Rivas-Martínez, S., Díaz, T. E., Fernández Prieto, J. A., Loidi, J. y Penas, A. 1984. *La vegetación de la alta montaña cantábrica: Los Picos de Europa*. Ediciones Leonesas, León.
- Rodrigo, F.S. 2002. Changes in climate variability and seasonal rainfall extremes: A case study from San Fernando (Spain), 1821-2000. *Theoretical and Applied Climatology* 72: 193-207.
- Rodríguez-Freire, M. y Crecente-Maseda, R. 2008. Directional connectivity of wolf (*Canis lupus*) populations in Northwest Spain and anthropogenic effects on dispersal patterns. *Environmental Modelling and Assessment* 13: 35-51.
- Rollenbeck R. 2006. Variability of precipitation in the Reserva Biológica San Francisco, Southern Ecuador. *Lyonia* 9: 43-51
- Rosenblatt, M. 1956. Remarks on some non-parametric estimates of a density function. *Annals of Mathematical Statistics* 27.
- Rothermel, R. C. 1972. *A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels*. USDA Forest Service Research Paper INT-115, Ogden, Utah, Estados Unidos de América.
- Rowlingson, B. y Diggle, P. J. 1993. Splancs: spatial point pattern analysis code in S-PLUS™. *Computers and Geosciences* 19: 627-655.

- Ruiz de la Torre J., García, J. I. , Oria de Rueda, J. A., Cobos, J. M., Neva, J. C., Navarro Cerrillo, R. M. , Catalina, M. A., López-Quintanilla, J., Alvarez Calvente, M., Arista, M., Talavera, S. y Herrera, J. 1994. *Gestión y conservación de los pinsapares andaluces*. Asociación forestal andaluza, Cádiz.
- Runkle, J. R. 2000. Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of Eastern North America - Statistical Data included. *Ecology* 79: 1768-1780.
- Ruppert, D., Wand, M.P. y Carroll, R.J. 2003. *Semiparametric Regression*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sack, L. y Grubb, P. J. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-185
- Sagarin, R. D., Gaines, S. D. y Gaylord, B. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 524-529.
- Sala, O. E., Chapin III, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. y Wall, D. H. 2000. Global biodiversity scenario for the year 2100. *Science* 287: 1170-1174.
- Sánchez Granero, M.A., Trinidad Segovia, J.E. y García Pérez, J. 2008. Some comments on Hurst exponent and the long memory processes on capital markets. *Physica A* 387: 5543-5551.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F. y Zavala, M.A. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* 170:795-806.
- Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A. y Valladares, F. 2007. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Annals of Forest Science* 65: 36.
- Santamaría, L., Larrinaga, A.R. y Rodríguez-Pérez, J. 2008. La ecología espacial como punto de encuentro entre la ecología animal y vegetal. Modelos espacialmente explícitos de dispersión endozoócora. En: *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y aplicaciones* (eds. Maestre, F. T., Escudero, A. y Bonet, A.), pp. 450-493. Asociación Española de Ecología Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- Santos, T., Tellería, J.L. y Virgós, E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.
- Sanz-Elorza, M., Dana, E. D., Gonzalez, A. y Sobrino, E. 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany*. 92: 273-280.
- Sarmiento, F. O. 2002. Antropogenic change in the landscapes of highland Ecuador. *Geographical Review* 92: 213-222.
- Saura, S. 2008. Evaluating forest landscape connectivity through Conefor Sensinode 2.2. En: *Patterns and Processes in Forest Landscapes: Multiple Use and Sustainable Management* (eds. Laforteza, R., Chen, J., Sanesi, G. y Crow, T. R.), pp. 403-422. Springer.
- Saura, S. 2009. Del rodal al paisaje: un cambio de escala, nuevas perspectivas para la planificación y ordenación forestal. Ponencia invitada de la Mesa Temática 8 (Monte paisaje y territorio: planificación y ordenación forestal). *Actas del 5º Congreso Forestal Español*. Sociedad Española de Ciencias Forestales, Ávila, España.
- Saura, S. y Pascual-Hortal, L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83: 91-103.
- Saura, S. y Rubio, L. 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33: 523-537.

- Saura, S. y Torné, J. 2009. Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling and Software* 24: 135-139.
- Savin, N. E. y White, K. J. 1977. The Durbin-Watson test for serial correlation with extreme sample sizes and many regressors. *Econometrica* 45: 1989-1996.
- Schick, R. S. y Lindley, S. T. 2007. Directed connectivity among fish populations in a riverine network. *Journal of Applied Ecology* 44: 1116-1126.
- Schumaker, N. H. 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77: 1210-1225.
- Schupp, E. W. y M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.
- Seaman, D.E. y Powell, R.A. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77: 2075-2085.
- Segelbacher, G., Hoglund, J. y Storch, I. 2003. From connectivity to isolation: genetic consequences of population fragmentation in capercaillie across Europe. *Molecular Ecology* 12: 1773-1780.
- Sellers, P.J. 1994. A global 1° by 1° NDVI data set for climate studies. Part 2: the generation of global fields of terrestrial biophysical parameters from the NDVI. *International Journal of Remote Sensing* 15: 3519-3545.
- Sen, P.K. 1968. Estimates of the regression coefficient based on Kendall's tau. *Journal of the American Statistical Association* 63: 1379-1389.
- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27:379-423.
- Shaw, M. R. y Harte, J. 2001. Response of nitrogen cycling to simulated climate change: differential responses along a subalpine ecotone. *Global Change Biology* 7:193-210.
- Sheather, S.J. y Jones, M.C. 1991. A reliable data-based bandwidth selection method for kernel density-estimation. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 53: 683-690.
- Shelford, V. E. 1931. Some concepts of bioecology. *Ecology* 12: 455-467.
- Shukla, M.K., Lal, R., Ebinger, M. y Meyer, C. 2006. Physical and chemical properties of soils under some piñon-juniper-oak canopies in a semi-arid ecosystem in New Mexico. *Journal of Arid Environments* 66: 673-685.
- Sierra, R. 1999. *Vegetación remanente del Ecuador continental*. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF, Wildlife Conservation Society y EcoCiencia. Quito-Ecuador.
- Sierra, R. 2000. Dynamics and patterns of deforestation and habitat fragmentation in the western Amazon: The Napo deforestation front, 1986-1996. *Applied Geography* 20: 1-16.
- Sierra, R., Campos, F. y Chamberlin J. 2002. Assessing biodiversity conservation priorities: ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning* 59: 95-110.
- Silverman, B.W. 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. Chapman & Hall, London.
- Simberloff, D. y Cox, J. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1: 63-71.
- Simberloff, D., Farr, J. A., Cox, J. y Mehlman, D. W. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6: 493-504.
- Smith, A.J.E. 1996. *The moss flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soille, P. y Vogt, P. 2009. Morphological segmentation of binary patterns. *Pattern Recognition Letters* 30: 456-459.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York.
- Sokal, R. R. y Wartenberg, D. E. 1983 A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. *Genetics* 105: 219-237.

- Sork, V. L. y Smouse, P. E. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology* 21: 821-836.
- South, A. 1999. Dispersal in spatially explicit population models. *Conservation Biology* 13: 1039-1046.
- Southwood, T. R. E. y Henderson, P. A. 2000. *Ecological Methods*. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Stanisci, A., Pelino, G. y Blasi, C. 2005. Vascular plant diversity and climate change in the alpine belt central Apennines (Italy). *Biodiversity and Conservation* 14: 1301-1318.
- Stanley, H.E., Buldyrev, S.V., Goldberger, A.L., Hausdorff, J.M., Havlin, S., Mietus, J., Peng, C.K., Sciortino, F. y Simons, M. 1992. Fractal landscapes in biological systems: long-range correlations in DNA and interbeat heart intervals. *Physica A* 191
- Stanton, M.L., Rejmanek, M. y Galen, C. 1994. Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the Mosquito Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 26: 193-200.
- Staus, N., Strittholt, J., Dellasala, D. y Robinson, R. 2002. Rate and patterns of forest disturbance in the Klamath-Siskiyou ecoregion, USA, between 1972 and 1992. *Landscape Ecology* 17: 455-470.
- Steininger, M., Tucker, C., Ersts, P., Killeen, T., Villegas, Z. y Hecht, S. 2001. Clearance and fragmentation of tropical deciduous forest in the Tierras Bajas, Santa Cruz, Bolivia. *Conservation Biology* 15: 856-866.
- Sterner, R. W., Ribic, C. A. y Schatz, G. E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- 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: *Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. (eds. J. M. Hutchings, E. A. John y A. J. A. Stewart), pp. 1-8. The Blackwell Science. Londres.
- Stokes M. A. y Smiley, T. L. 1968. *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- Storch, I. 1995. Habitat requirements of capercaillie. *Proceedings of International Symposium on Grouse* 6: 151-154.
- Stoyan, D. y Penttinen, A. 2000. Recent application of point process methods in forest statistics. *Statistical Science*. 15: 61-78.
- Stoyan, D. y Stoyan H. 1994. *Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical analysis*. Wiley, Chichester, UK.
- Strand, E.K., Robinson, A.P. y Bunting, S.C. 2007. Spatial patterns on the sagebrush steppe/Western juniper ecotone. *Plant Ecology* 190: 159-173.
- Strogatz, S. H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268-276.
- Sumner, G.N., Romero, R., Homar, V., Ramis, C., Alonso, S. y Zorita, E. 2003. An estimate of the effects of climate change on the rainfall of Mediterranean Spain by the late twenty first century. *Climate Dynamics* 20: 789-805.
- Surfer version 8. 2007. Surface Mapping System. Golden Software Inc. CO. USA. URL: www.goldensoftware.com
- Sutcliffe, O. L., Bakkestuen, V., Fry, G. y Stabbetorp, O. E. 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning* 63: 15-31.
- Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K. y Lertzman, K. P. 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology* 4: 16 (online). URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>.
- Suzan, H., Nabhan, G.P., y Patten, D.T. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran desert. *Journal of Vegetation Science* 7: 635-644.

- Suzuki, R. O., Kudo, H. y Kachi, N. 2003. Spatial and temporal variation in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubia*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. *Journal of Ecology* 91: 114-125.
- Suzuki, R., Suzuki, J. y Kachi, N. 2005. Change in spatial distribution patterns of biennial plant between growth stages and generations in a patchy habitat. *Annals of Botany* 96: 1009-1017.
- Swinton, S.M., Buhler, D.D., Forcella, F., Gunsolus, J.L. y King, R.P. 1994. Estimation of crop yield loss due to interference by multiple weed species. *Weed Science* 42: 103-109.
- Tackenberg, O., Poschlod, P. y Bonn, S. 2003. Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs* 73: 191-205.
- Taylor, P., Fahrig, L., Henein, K. y Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179
- Ter Braak, C.J.F. y Smilauer, P. 1998. *Canoco for Windows version 4.0*. Centre for Biometry, Wagenigen.
- Ter Braak, C. J. F. y Šmilauer, P. 2002. *Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4. 5)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24: 283-292.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisaje*, Ed. Omega. Barcelona.
- Terribile, L.C. y Diniz, J.A.F. 2009. Spatial patterns of species richness in New World coral snakes and the metabolic theory of ecology. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35: 163-173.
- Theobald, D. M. 2006. Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks. En: *Connectivity Conservation*, (eds. Crooks, K. R. y Sanjayan, M.), pp. 416-443. Cambridge University Press, New York.
- Thielbörger, K. y Kadmon, R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544-1553.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. y Olivier, J. M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis y graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- Thomas, C. M. y Davis, S. D., 1989. Recovery patterns of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia* 80: 309-320.
- Tibshirani, R. y Hastie, T. 1987. Local likelihood estimation. *Journal of the American Statistical Association* 82: 559-567.
- Tilman, D., Lehman, C.L. y Thomson, K.T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 1857-1861.
- Tirado, R. y Pugnaire, F. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136: 296-301.
- Tirado, R. y Pugnaire, F. 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111: 437-444.
- Tíscar Oliver, P.A. 2003. Condicionantes y limitaciones de la regeneración natural en un pinar oromediterráneo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* 12: 55-64.
- Tischendorf, L. y Fahrig, L. 2000. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* 15: 633-641.
- Torres, E., Iriando, J. M., Escudero, A. y Perez, C. 2003. Analysis of within-population spatial genetic structure in *Antirrhinum microphyllum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 90: 1688-1695.

- Totland, O. 2001. Environment – dependent pollen limitation and selection of floral traits in alpine species. *Ecology* 82: 2233-2244.
- Turner, I. M., Chua, K. S., Ong, J. S. Y., Soong, B. C. y Tan, H. T. W. 1995. A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rainforest. *Conservation Biology* 10: 1229-1244.
- Tutin, T.G. *et al.* (eds.) 1964-1980. *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tryon, R. M. y Tryon, A. F. 1982. *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. Springer-Verlag, New York.
- Udelhoven, T. y Stellmes, M. 2007. Changes in land surface conditions on the Iberian Peninsula (1989 to 2004) detected by means of time series analysis from hypertemporal remote sensing data. *Proceedings of the International Workshop in the Analysis of Multi-temporal Remote Sensing Images, MultiTemp 2007* (pp. 1-6). Leuven.
- Ulloa-Ulloa, C. y Jorgensen, P. 1993. *Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador*. AAU reports, Aarhus, Dinamarca.
- UNESCO- MaB Program. 2009. *Biosphere World Network*. Unesco-Mab Secretariat, Division of Ecological and Earth Sciences. Paris-Francia
- Upton, G. J. G. y Fingleton, B. 1985. *Spatial data analysis by example. Vol. 1. Point pattern and quantitative data*. Wiley, Chichester.
- Urban, D. y Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82: 1205-1218.
- Urban, D. L., Minor, E. S., Treml, E. A. y Schick, R. S. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* 12: 260-273.
- Urbieta, I. R., I. M. Perez-Ramos, Zavala, M. A., Maranon, T. y Kobe, R. K. 2008. Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 38: 2382-2393
- Valencia, R., Balslev, H., Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- Valencia R. y Jørgensen, P. M., 1992. Composition and structure of a humid montane forest on the Pasochoa volcano, Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 12: 239-247.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valladares, F., Aranda, I. y Sánchez-Gómez, D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. Valladares, F.). Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Valladares, F. y Pearcy, R.W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20: 25-36.
- Valladares, F. y Pearcy, R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25:749-759.
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., Sisó, S. y Gil-Pelegrin, E. 2008. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. Valladares, F.), pp. 165-192. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Vanacker, V., Govers, G., Tacuri, E., Poesen, J., Dercon, G. y Cisneros, F. 2000. Using sequential aerial photographs to detect land use changes in the Austro Ecuatoriano. *Revue de Geographie Alpine* 3: 65-75.

- Vanacker V., Vanderschaeghe M., Govers G., Willems E., Poesen J., Deckers J. y De Bievre B. 2003. Linking hydrological, infinite slope stability and land-use change models through GIS for assessing the impact of deforestation on slope stability in high Andean watersheds. *Geomorphology* 52: 299-315.
- Veblen, T. T. 1992. Regeneration dynamics. En: *Plant Succession: Theory y Prediction* (eds. Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., y Veblen, T. T.), pp. 152-187. Chapman and Hall, London.
- Verbeylen, G., DeBruyn, L., Andriaensen, F. y Matthysen, E. 2003. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18: 791-805.
- Vermote, E. y Kaufman, Y.J. 1995. Absolute calibration of AVHRR visible and near-infrared channels using ocean and cloud views. *International Journal of Remote Sensing* 16: 2317-2340.
- Vicente-Serrano, S.M. y Heredia-Laclaustra, A. 2004. NAO influence on NDVI trends in the Iberian peninsula (1982-2000). *International Journal of Remote Sensing* 25: 2871-2879.
- Vilar-Fernández, J.M. y González-Manteiga, W. 2004. Nonparametric comparison of curves with dependent errors. *Statistics* 38: 81-89.
- Vilas, C. y Garcia, C. 2006. The role of genetic mechanisms of sex determination in the survival small population of *Silene littorea*: A reintroduction experiment. *Biological Conservation* 129: 124-133.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F. y Marañón, T. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. Valladares, F.), pp. 193-230. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Vincent, M.A. y Saatchi, S.S. 1999. *Comparison of remote sensing techniques for measuring carbon sequestration*. Jet Propulsion Laboratory, California Institute of Technology. Pasadena.
- Visconti, P. y Elkin, C. 2009. Using connectivity metrics in conservation planning – when does habitat quality matter? *Diversity and Distributions* 15: 602-612.
- Vogt, P., Riitters, K. H., Iwanowski, M., Estreguil, C., Kozak, J. y Soille, P. 2007. Mapping landscape corridors. *Ecological Indicators* 7: 481-488.
- Von Hardenberg, J., Meron, E., Shachak, M. y Zarmi, Y., 2001 Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters* 87:19.
- Vos, C. C., Antonisse-De Jong, A. G., Goedhart, P. W. y Smulders, M. J. M. 2001. Genetic similarity as a measure for connectivity between fragmented populations of the moor frog (*Rana arvalis*). *Heredity* 86: 598-608.
- Voss, R.F. 1988. Fractals in nature: from characterization to simulation. En: *The science of fractal images* (eds. Peitgen, H. O. y Saupe, D.), pp. 21-70. Springer-Verlag, New York.
- Wagner, H. H. 2004. Direct multi-scale ordination with canonical correspondence analysis. *Ecology* 85: 342-351.
- Wagner, H. H. y Fortin, M. J. 2005. Spatial analysis of landscapes: concepts and statistics. *Ecology* 86: 1975-1987.
- Walther, G., Beibner, S. y Burga, C. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541-548.
- Walther, G.R. 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6/3: 169-185.
- Walther, G.R., Beissner y S., Burga, C.A. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541-548.
- Wand, M.P. y Jones, M.C. 1995. *Kernel smoothing*, 1^a ed. Chapman & Hall, London.
- Weiberg, P. J., Coghennour, M. J. y Bugmann, H. 2006. Modelling of large herbivore-vegetation interactions in a landscape context. En: *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. (eds. Danell, K., Bergstrom, R., Duncan, P. y Pastor, J.), pp. 348-383. Cambridge University Press. Cambridge.

- Wheeler, D. 1992. The rainfall record of the San Fernando Observatory, Cádiz: 1805-1990. *Journal of Meteorology* 17: 82-90.
- Wheeler, D. y Tiefelsdorf, M. 2005. Multicollinearity and correlation among local regression coefficients in geographically weighted regression. *Journal of Geographical Systems* 7: 161-187.
- White, E.P., Enquist, B.J. y Green, J.L. 2008. On estimating the exponent of power-law frequency distributions. *Ecological Letters* 89: 905-912.
- White, S. y Maldonado, F. 1991. The use and conservation of natural resources in the Andes of Southern Ecuador. *Mountain Research and Development* 11: 37-55.
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 49: 207-264
- Whittaker, R. H. 1982. *Ordination of Plant Communities*. Dr. Junk Publishers, The Hague.
- Wiegand, T. 2004. *Introduction to point patterns analysis with Ripley's L and the O-ring statistics using the Programita software*. Department of Ecological Modelling, UFZ-Centre for Environmental Research. Leipzig.
- Wiegand, T. y Moloney, K. A. 2004. Rings, circles, and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Wiegand, T., Gunatilleke, C. V. S., y Gunatilleke, I. A. U. N. 2007. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist* 170: 77-95.
- Wilcox, J. y Meagher, T. R. 2003. Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Ecology* 84: 2062-2073.
- Williams, N.H. y Dodson, C. H. 1972. Selective attraction of male euglossine bees to orchid floral fragrances and its importance in long distance pollen flow. *Evolution* 26: 84-95
- Williams, P. H. y Araújo, M. B. 2002. Apples, oranges and probabilities: integrating multiple factors into biodiversity conservation with consistency. *Environmental Modeling and Assessment* 7: 139-151.
- Williams-Linera, G. 1992. Ecología del paisaje y el bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. *Ciencia y Desarrollo* 105: 132-138.
- Wills, C., Condit, R., Foster, R. B. y Hubbell, S. P. 1997. Strong density and diversity related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 1252-1257
- Wimberly, M.C., Yabsley, M.J., Baer, A.D., Dugan, V.G. y Davidson, W.R. 2008. Spatial heterogeneity of climate and land-cover constraints on distributions of tick-borne pathogens. *Global Ecology and Biogeography* 17: 189-202.
- Wolf, J. 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along and altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of Missouri Botanical Garden* 80: 928-960.
- Womble, W.H. 1951. Differential systematics. *Science* 114: 315-322.
- Woodward, F. I. 1986. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia* 70: 580-586.
- Worton, B.J. 1995. Using Monte-Carlo simulation to evaluate kernel-based home-range estimators. *Journal of Wildlife Management* 59: 794-800.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Wright S. J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Wright S. J. y Muller-Landau, H. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38: 287-301.
- Xiao, Z., Harris M. K. y Zhang Z. 2007. Acorn defences to herbivory from insects: Implications for the joint evolution of resistance, tolerance and escape. *Forest Ecology and Management* 238: 302-308.
- Yamaguchi, D. K. 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 414-416.

- Zas, R. 2006. Consecuencias de la estructura espacial de los datos en el diseño y análisis de experimentos de campo. *Ecosistemas* 15: 1-8
- Zas, R. 2008. Autocorrelación espacial y el diseño y análisis de experimentos. En: *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y aplicaciones*. (eds. Maestre, F. T., Escudero, A. y Bonet, A.), pp. 542-590. Asociación Española de Ecología Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- Zavala, M.A. y Zea, E. 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* 171: 197-207.
- Zhang, L.J., Bi, H.Q., Cheng, P.F. y Davis, C.J. 2004. Modeling spatial variation in tree diameter-height relationships. *Forest Ecology and Management* 189: 317-329.
- Zhang, L.J. y Shi, H.J. 2004. Local modeling of tree growth by geographically weighted regression. *Forest Science* 50: 225-244.
- Zhao, Y., Peth, S., Krümmelbein, J., Horn, R., Wang, Z., Steffens, M., Hoffmann, C. y Peng, X. 2005. Spatial variability of soil properties affected by grazing intensity in Inner Mongolia grassland. *Ecological Modelling* 205: 241-254.
- Zheng, P. y Diggle, P.J. 2009. spatialkernel: Nonparametric estimation of spatial segregation in a multivariate point process. R package version 0.4-9.
- Zheng, P., Durr, P.A. y Diggle, P.J. 2004. Edge-correction for spatial kernel smoothing methods? When is it necessary? En: *GISVET'04: Second International Conference on the Applications of GIS and Spatial Analysis to Veterinary Science* (eds. Durr, P. y Martin, S.), University of Guelph, Ontario, Canada.
- Zhu Y., Mi, X., Ren, H. y Ma, K. 2010. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos* 119: 109-119.
- Zimmerman, J. K., Thompson, J., y Brokaw, N. 2008. Large tropical forest dynamics plots: testing explanations for the maintenance of species diversity. En: *Tropical forest community ecology* (eds. Carson, W.P. y Stefan, A.S.), pp. 98-117, Blackwell, Chichester.