

Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos

J.J. Camarero¹, M.J. Fortin²

(1) Unidad de Recursos Forestales, Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria, Gobierno de Aragón, Apdo. 727, 50080 Zaragoza, España.

(2) Department of Zoology, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada M5S 3G5

Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. La detección cuantitativa de fronteras es una herramienta fundamental para estudiar la forma y dinámica de los ecotonos o transiciones entre comunidades distintas. El análisis geográfico de fronteras consiste en la detección y evaluación estadística de su significación mediante tests de aleatorización. Una frontera es una posición espacial donde la tasa de cambio de una serie de variables es la más elevada. El método de la ventana móvil dividida ha sido muy utilizado para detectar fronteras en transectos y calcula la diferencia entre dos mitades de una ventana móvil que va recorriendo el transecto. La metodología más utilizada para la detección de fronteras de variable cuantitativas en dos dimensiones se basa en el cálculo de la derivada primera parcial en dos direcciones de los valores medidos en cuatro posiciones adyacentes de muestreo situadas en una malla regular ("lattice-wombling"). En el caso de datos irregularmente espaciados o de variables cualitativas se utilizan el "triangulation-wombling" y el "categorical-wombling", respectivamente. Existen estadísticos de fronteras que describen el número y tamaño de las fronteras detectadas. Para estudiar la relación espacial entre dos tipos de fronteras se definen los estadísticos de solapamiento basados en el grado de coincidencia espacial y en la distancia entre ambos tipos de fronteras. La significación de los estadísticos de frontera y de solapamiento se evalúa mediante tests de aleatorización restringida de las fronteras que consideran su autocorrelación espacial. Otras técnicas de detección de fronteras incluyen las onditas. El análisis y la comparación de las posiciones de distintos tipos de fronteras son fundamentales para entender los cambios ecológicos complejos.

Palabras clave: ecotono, frontera, estadísticos de frontera, estadísticos de solapamiento, "wombling".

Quantitative detection of ecological boundaries and ecotones. Quantitative boundary-detection techniques are the main tool to study the form and dynamics of ecotones or transitions between different communities. Geographic boundary analysis is the detection and statistical evaluation of boundary significance through the use of randomization tests. A boundary is the location in space where the rate of change of a set of variables is the highest. To detect boundaries along transects the moving split-window technique has been very used. This method consists of calculating the dissimilarity between the two halves of a moving window which moves along the transect. To detect boundaries of quantitative lattice data the lattice-wombling algorithm has been widely applied. The rate of change in values among four adjacent sampling locations forming a square is estimated by computing the first partial derivative in two directions. In the case of irregularly-spaced quantitative data and qualitative variables, the triangulation-wombling and the categorical-wombling algorithms are used, respectively. There are boundary statistics which describe the number and size of detected boundaries. To study the degree of spatial association between two sets of boundaries, several overlap statistics are defined which quantify how much spatial overlap exists and which is the distance between two types of boundaries. The significance of boundary and overlap statistics is evaluated using restricted randomization tests of boundaries which take into account certain degree of their spatial autocorrelation. Other boundary-detection techniques include wavelets. Analysing and comparing the location of boundaries types is relevant to understand complex ecological changes.

Key words: boundary, boundary statistics, ecotone, overlap statistics, "wombling".

Introducción. Definición de ecotonos y fronteras

Las fronteras, los umbrales, las interfaces y las discontinuidades definen las relaciones entre un sistema y su entorno permitiendo la aparición de diversidad, estructura espacial y, al fin y al cabo, de organismos vivos capaces de retener y transmitir información en medio de un universo más caótico (Rubert de Ventós, 2006). La persistencia de fronteras a distintas escalas espaciotemporales permite distinguir individuos, poblaciones, especies y comunidades. La detección de fronteras es pues fundamental para distinguir entidades biológicas diferentes.

Los ecotonos son transiciones entre comunidades diferentes a lo largo de cambios en los gradientes ambientales compuestas por fronteras más o menos conspicuas (Holland *et al.*, 1991; Hansen y di Castri, 1992). El intercambio de especies entre comunidades vecinas y su presencia en ecotonos sugiere su valor como reservorios de diversidad a lo largo de gradientes ecológicos (Schilthuizen, 2000). Los ecotonos han sido además muy estudiados por considerarse especialmente sensibles a cambios ambientales pasados y recientes como el caso del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos que incluye los límites altitudinales del bosque y del árbol. Sin embargo, las variables a estudiar y el método de cuantificación de las fronteras deben estar bien fundamentados dada la inercia y la variabilidad en la respuesta de los ecotonos al clima y otras perturbaciones (Kullman, 1989; Noble, 1993).

En sentido estricto, un ecotono es una zona de tensión o diferencia brusca entre las comunidades separadas (van Leeuwen, 1966; van der Maarel, 1976, 1990). Por contra, una ecoclina es una zona de cambios graduales donde los patrones espaciales son de grano fino y aparecen límites sinuosos entre las comunidades adyacentes. En teoría, las ecoclinas serían más sensibles a cambios ambientales que los ecotonos y responderían de forma más rápida a cambios de las variables abióticas, sobre todo en situaciones de gran estrés ambiental como el ejemplo citado del límite altitudinal del bosque (Brubaker, 1986). Desgraciadamente, la frontera semántica entre ecotono y ecoclina definida por los botánicos europeos ha desaparecido y el término ecotono es el predominante en la terminología actual aunque se refiera tanto a transiciones graduales como a bruscas (Hansen y di Castri, 1992).

Los ecotonos pueden considerarse compuestos por grupos de fronteras ecológicas o zonas de cambio entre comunidades distintas (Fortin, 1994, 1997; Cadenasso *et al.*, 2003). Una frontera es una línea o una superficie que une los puntos donde los gradientes de los descriptores medidos muestran pendientes máximas. La frontera es una estructura espacial y por tanto puede registrar en su forma procesos pasados subyacentes implicados en su creación (Margalef, 1991). La descripción del patrón espacial permite así inferir los procesos que lo generaron, siempre teniendo en cuenta que un mismo patrón puede ser el producto de procesos diversos. Existen desde fronteras lineales, bruscas y bien conectadas (bordes), más propias de un ecotono en sentido estricto, hasta fronteras zonales de transición (Fig. 1).

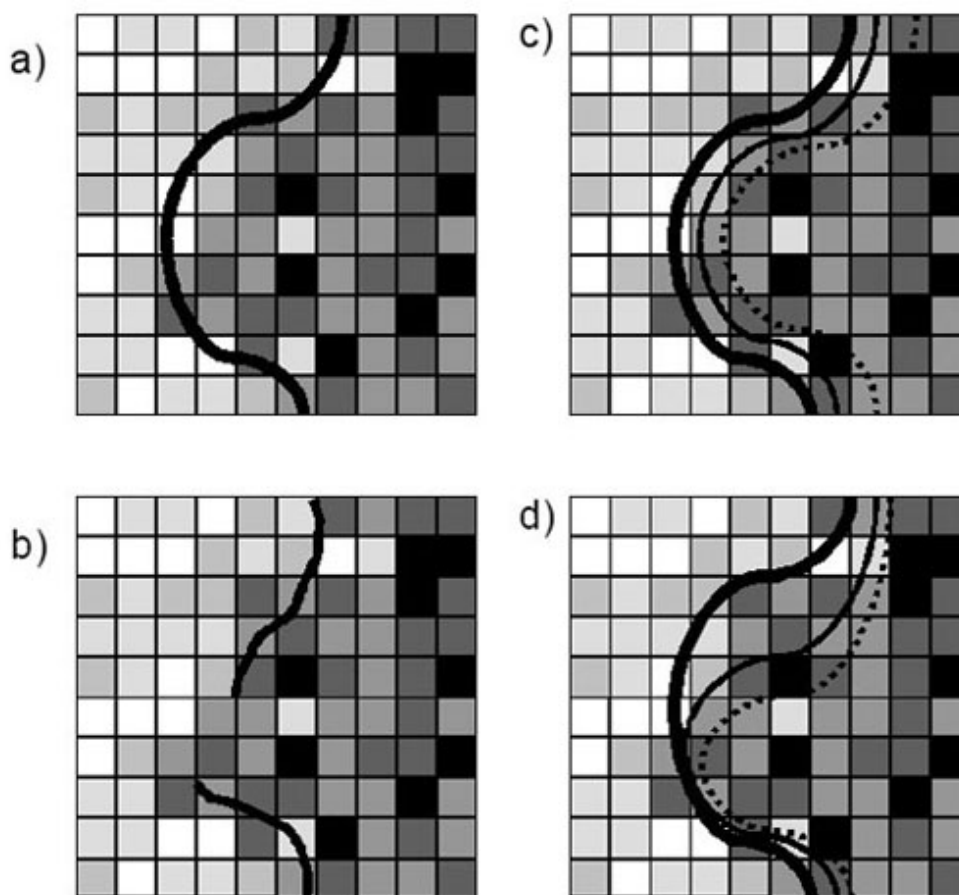


Figura 1. Tipos de fronteras. a) Frontera lineal brusca (nítida, estrecha) y contigua (conectada) separando el área de estudio en dos manchas ("patches"). b) Frontera lineal brusca (nítida, estrecha) pero desconectada (abierta) que no separa el área de estudio en dos manchas diferenciadas. c) Frontera zonal de transición gradual, de anchura constante y contigua (conectada) separando el área de estudio en dos

manchas. d) Frontera zonal de transición gradual pero de anchura variable y contigua (conectada) separando el área de estudio en dos manchas. El área de estudio corresponde a 10 x 10 celdas (cuadrados) y el gradiente de tonos grises corresponde a la escala de valores cuantitativos de la variable de estudio.

Los ecotonos plantean una problemática estadística a la hora de analizarlos espacialmente ya que las variables estudiadas no suelen mostrar valores finitos y similares en el área de estudio (no son estacionarias) dado que los ecotonos son zonas de transición entre comunidades distintas (Fortin, 1999a). Como consecuencia de esta propiedad cualquier muestreo cuyo objetivo sea la detección de fronteras debe plantearse suficientes posiciones espaciales, ya sea en un transecto o en un área, de tal manera que abarquen las localizaciones donde aparecen fronteras (ecotono) y aquellas adyacentes que corresponden a las comunidades separadas. Por ejemplo, si quisiéramos detectar fronteras de diversidad en el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos deberíamos muestrear el propio ecotono y localizaciones situadas en el bosque subalpino y en los pastos alpinos próximos al ecotono (Camarero *et al.*, 2000, 2006).

Finalmente, las distintas fronteras desde gradual-difusa hasta brusca-nítida pueden ser debidas a distintos tipos de gradientes ambientales subyacentes ya sean lineales, graduales o bruscos. Algunos autores postularon la necesidad de retroalimentaciones positivas entre plantas y medio, como la modificación del microclima por parte de las plantas en situaciones de elevado estrés climático, para explicar la aparición de fronteras abruptas en el caso de gradientes ambientales graduales (Wilson y Agnew, 1992). Otros las explicaron apelando a la existencia de interacciones positivas fuertes entre individuos de la misma especie (Wilson *et al.*, 1996; Wilson y Nisbet, 1997) o bien mediante procesos de competencia interespecifica intensa (Yamamura, 1976). Sin embargo, no parece ser éste el caso en el límite superior del bosque subalpino que podría responder más a cambios internos en tasas de crecimiento y a procesos demográficos (Wiegand *et al.*, 2006).

Métodos cuantitativos de detección y descripción de fronteras

Existen varias revisiones estadísticas muy detalladas sobre los métodos espaciales de detección de fronteras procedentes de campos diversos como la geografía (Fortin *et al.*, 2000; Jacquez *et al.*, 2000; Fagan *et al.*, 2003; Kent *et al.*, 2006), la epidemiología, la geología o el análisis de imagen, por lo que sólo repasaremos los más utilizados en ecología (ver capítulo 4 en Fortin y Dale, 2005). En general, la detección y delineación cuantitativa de fronteras en ecología se inició desde el estudio de ecotonos (Johnston *et al.*, 1992; Fortin, 1994, 1999a), pero su uso se ha extendido a temas tan actuales como la respuesta de los límites geográficos de distribución de la especies frente al cambio climático (Fortin *et al.*, 2005).

El método más sencillo para la detección de fronteras en el caso de variables cuantitativas medidas a lo largo de transectos es la técnica de la ventana dividida móvil ("moving split-window"; **Fig. 2**) que consiste en calcular la diferencia, por ejemplo usando distancias euclídeas al cuadrado, entre dos mitades de una ventana móvil que va recorriendo el transecto (Whittaker, 1960; Webster, 1973; McCoy *et al.*, 1986; Johnston *et al.*, 1992). Este método es sensible a variaciones a pequeña escala que pueden no corresponder a fronteras. Por ello deben usarse ventanas de distintos tamaños ya que las fronteras aparecerán como picos en la medida de diferencia siempre en la misma posición independientemente del tamaño de la ventana. Los métodos basados en datos en una dimensión permiten detectar la brusquedad y tamaño de las fronteras pero la mayor disponibilidad reciente de datos en dos dimensiones permite definir con mayor precisión otras propiedades de las fronteras como su forma.

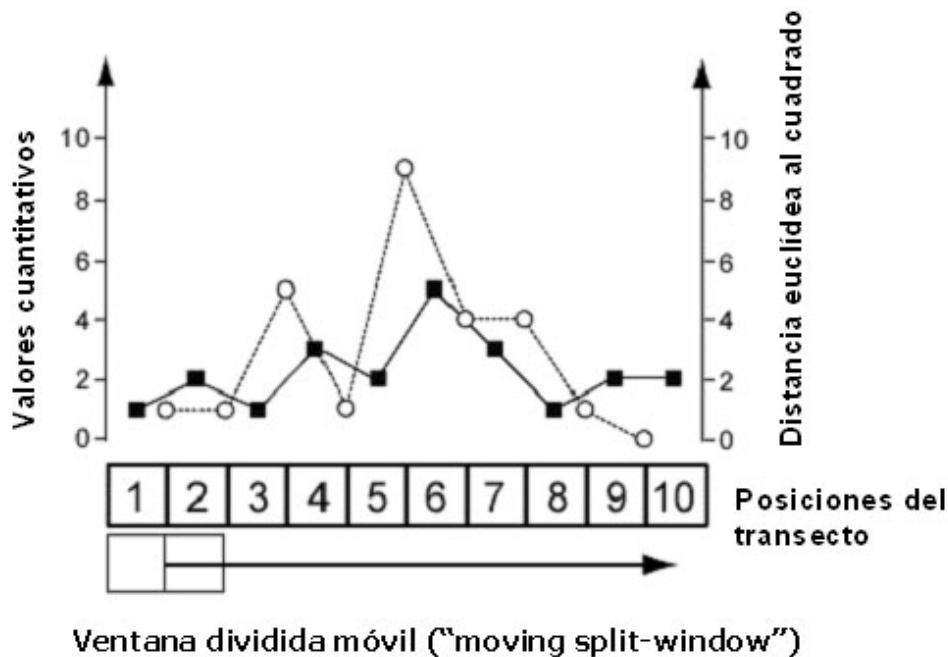


Figura 2. Detección de fronteras usando datos cuantitativos tomados en transectos mediante el método de la ventana dividida móvil ("moving split-window"). En este ejemplo la ventana rectangular de detección está formada por dos cuadrantes. Para cada posición en la que se coloca la ventana a lo largo del transecto (moviendo un cuadrante cada vez tal y como indica la flecha) se calcula un valor de distancia euclídea al cuadrado (círculos vacíos unidos por líneas discontinuas) basada en las diferencias entre los valores de la variable (cuadrados negros unidos por líneas continuas).

Desde un punto de vista estadístico y espacial las fronteras se definen como los lugares contiguos donde las tasas de cambio son más altas para las variables analizadas (Burrough, 1987; Fortin, 1994). Un ecotono puede así definirse como un grupo de fronteras ecológicas contiguas (Fortin, 1997). Si hiciéramos una analogía geométrica y analítica, la tasa de cambio equivaldría a la pendiente o a la derivada primera. Las fronteras pueden definirse como zonas donde la autocorrelación espacial es negativa. Zonas o regiones homogéneas pueden implicar la aparición de fronteras pero no viceversa (Oden *et al.*, 1993). Las localizaciones vecinas que muestran tasas de cambio muy elevadas son candidatas a formar parte de fronteras (**Fig. 3**). Las zonas espacialmente homogéneas en las que la variable de estudio muestra valores similares (manchas o "patches") se consideran uniformes y muestran valores mínimos en las tasas de cambio (**Fig. 3**). Estas zonas homogéneas pueden no serlo tanto mostrando variables con mayor o menor grado de autocorrelación espacial. De hecho, es recomendable usar la detección de fronteras combinada con métodos de agrupamiento espacial para revelar la presencia de cambios bruscos y de manchas homogéneas. La presencia de estructura espacial dentro de cada mancha dificulta la detección y delineación precisa de fronteras lo que puede conducir a la definición arbitraria, como en el caso de las fronteras políticas, de umbrales a partir de los cuales la tasa de cambio es suficientemente alta para ser considerada frontera. La definición de umbrales que separen fronteras de tasas de cambio menores dependerá del contexto espacial de análisis (número e intensidad de las tasas de cambio) y del número de puntos muestreados (Fortin, 1999b). Una forma de enfatizar la detección de fronteras entre manchas minimizando la aparición de fronteras dentro de manchas consiste en repetir el análisis de fronteras a distintas resoluciones espaciales para estimar cómo de persistentes o fuertes son las fronteras detectadas a distintas escalas (Fortin, 1999b; Csillag *et al.*, 2001).

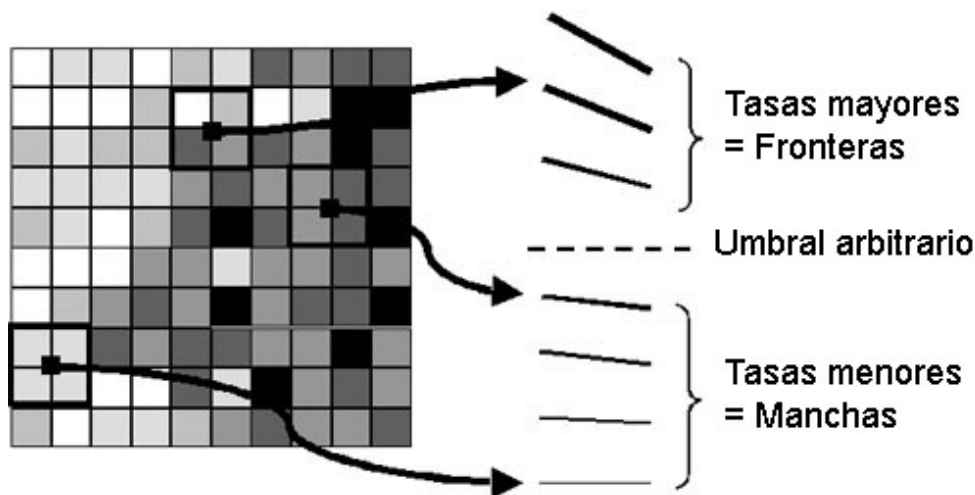


Figura 3. Detección de fronteras mediante "lattice-wombling". Los límites (tasas de cambio) se calculan basándose en los valores cuantitativos (escala de grises) para cada cuatro celdas adyacentes (cuadrantes) que forman un cuadrado. Este ejemplo ilustra un caso en el que las tasas de cambio mayores se consideran posiciones donde aparecen fronteras. Las menores tasas de cambio suelen aparecer en zonas espacialmente homogéneas (manchas o "patches") en las que la variable muestra valores similares. El área de estudio la forman 10 x 10 celdas (cuadrantes) y el gradiente de tonos grises corresponde a la escala de valores cuantitativos de la variable de estudio.

En el caso de variables cuantitativas tomadas en dos dimensiones, el método más usado para detectar fronteras utiliza el algoritmo "lattice-wombling" que requiere la distribución regular de los datos en una cuadrícula o malla ("lattice") bidimensional. Barbujani *et al.* (1989) presentaron una descripción y aplicación amplias del método originalmente propuesto por Womble (1951) y que ellos bautizaron como "wombling". En un trabajo posterior, Barbujani y Sokal (1990) mostraron cómo las fronteras lingüísticas y genéticas coincidían entre las poblaciones europeas.

Para detectar fronteras de una o varias variables cuantitativas medidas en localizaciones equidistantes formando una malla regular en una cuadrícula bidimensional se calculan las derivadas primeras o tasas de cambio de las variables analizadas mediante "lattice-wombling" (Fortin, 1994). Aunque pueden también utilizarse datos interpolados no es recomendable ya que la interpolación suaviza los datos originales lo que reduciría la presencia de fronteras. Es posible calcular las tasas de cambio de variables únicas o el promedio de los valores absolutos de las tasas de cambio de distintas variables en el caso multivariante. El algoritmo citado calcula la magnitud de cambio como la derivada primera de los valores de la variable y esta tasa de cambio corresponde a la pendiente de un plano situado en el centroide de un cuadrado delimitado por esquinas o puntos en los que hemos medido la variable (**Fig. 4b y 4c**). En el caso de que los cuatro valores comparados sean similares, el plano que los une no tendrá pendiente y la tasa de cambio será mínima o nula (**Fig. 4c**). Si los cuatro valores comparados difieren mucho el plano que los une tendrá una pendiente muy elevada y la tasa de cambio será alta (**Fig. 4b**). Si la derivada primera es una estima de la tasa de cambio, la derivada segunda permite identificar los puntos de inflexión que delimitan el inicio y el final de la frontera.

Las tasas de cambio más altas se llaman elementos de frontera candidatos ("candidate boundary elements", en adelante BEs) porque pueden formar parte de una frontera una vez contrastada su significación. Las tasas de cambio calculadas se ordenan de mayor a menor y se seleccionan aquellas localidades donde las tasas de cambio son las más elevadas que corresponderán a los BEs. Suelen definirse como BEs aquellos cuya tasa de cambio es superior a un umbral arbitrario (Fortin y Drapeau, 1995), por ejemplo el 5-10% de los BEs con las tasas de cambio más altas (percentiles superiores 5^o-10^o). También se elige un umbral mínimo en la orientación de las fronteras ya que las fronteras están conectadas según distintas orientaciones. Pueden aparecer BEs aislados ("singleton") o grupos de pocos BEs contiguos formando subfronteras ("subboundaries") que pueden formar fronteras (como se ilustra en la **Fig. 1b**; Fortin, 1994; 1997).

En el caso de datos irregularmente espaciados, se usa un algoritmo similar siguiendo el mismo razonamiento anterior pero basado en una triangulación de Delaunay previa que conecte las localizaciones donde se han tomado los datos ("triangulation wombling", Fortin, 1994; **Fig. 4e y 4f**). Si analizamos variables cualitativas como presencia/ausencia de varias especies (**Fig. 4a y 4d**), se utiliza el método de "categorical-wombling" que tiene en cuenta las coincidencias o diferencias entre puntos comparados ya sea dispuestos en malla o irregularmente espaciados y sometidos a una triangulación posterior (Oden *et al.*, 1993).

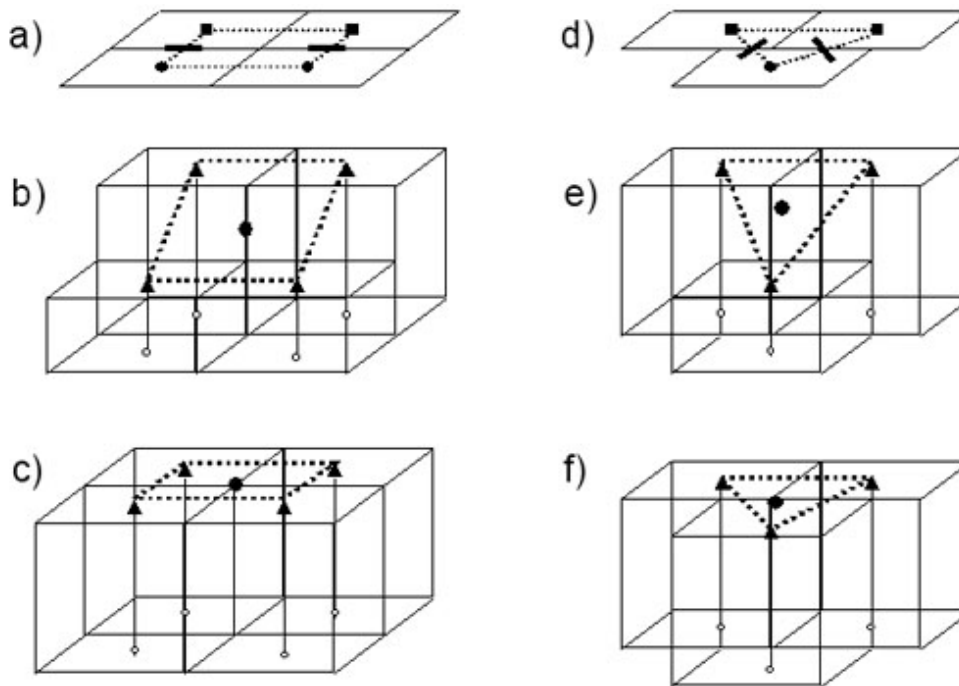


Figura 4. Métodos de detección de límites o bordes mediante "wombling". En a) y d) se muestra el caso de datos cualitativos (representados mediante cuadrados y círculos) y el uso de "wombling" categórico. Las líneas discontinuas unen celdas adyacentes (cuadrantes). En d) las uniones se basan en el algoritmo de triangulación de Delaunay. Las líneas cortas gruesas indican que las celdas unidas tienen valores diferentes (no concordantes). En b) y c) se muestran ejemplos con datos cuantitativos tomados en posiciones equidistantes (malla) y el uso de "lattice-wombling" o "wombling" en malla (la altura de cada celda es proporcional al valor de la variable). Las flechas delimitan el centroide de las celdas. Las líneas discontinuas que forman un cuadrado muestran el plano formado por los valores de las cuatro celdas (cuadrantes). La pendiente del plano indica la magnitud de la tasa de cambio: en b) la tasa de cambio es alta; en c) la tasa de cambio es cero. En e) y f) se muestran ejemplos con datos cuantitativos irregularmente espaciados y el uso de "wombling" con triangulación ("triangulation-wombling") (la altura de cada celda es proporcional al valor de la variable). Las flechas indican el centroide de las celdas. El triángulo de líneas discontinuas muestra el plano formado por los valores de las cuatro celdas (cuadrantes). La pendiente del plano indica la magnitud de la tasa de cambio: en e) la tasa de cambio es alta; en f) la tasa de cambio es cero.

Estadísticos de fronteras

La detección y definición de fronteras puede ser tan subjetiva y arbitraria como los métodos de agrupamiento espacial si no se someten los BEs a tests de significación para determinar si forman parte de fronteras cohesionadas que dividen el área muestreada en manchas homogéneas. Los estadísticos de frontera se usan para decidir si una frontera o grupos de frontera son estadísticamente significativas (destacan) respecto a un modelo nulo (azar espacial completo, es decir la distribución de Poisson). En realidad no se contrasta si los BEs son significativamente altos sino si las subfronteras están significativamente cohesionadas, es decir si son contiguas, mediante la aleatorización de las posiciones espaciales de los datos. De esta manera se obtienen unos estadísticos y su probabilidad asociada que describen el número y tamaño de las subfronteras y de BEs aislados (Oden *et al.*, 1993): número de fronteras que incluye BEs aislados y conectados (en el caso de fronteras cohesionadas su número será bajo), número de BEs aislados o "singletons" (en el caso de fronteras cohesionadas su número será bajo), longitud máxima de la frontera más larga, longitud media de todas las fronteras, diámetro máximo de las fronteras, diámetro medio de todas las fronteras y el estadístico de superfluidez que estima la eficiencia de las fronteras a la hora de dividir el área de muestreo y suele ser bajo en el caso de pocas fronteras fuertes. En los ejemplos de la **Figura 5** se detectaron 17 y 6 BEs para las variables cobertura y densidad de plántulas, respectivamente, pero sólo una subfrontera compuesta por 3 BEs fue significativa en el caso de la cobertura. En el caso de fronteras ecológicas muy fuertes y cohesionadas la mayoría de los estadísticos de fronteras tendrán valores extremos como muchas fronteras con elevados valores medios y máximos de longitud y diámetro y un bajo número de "singletons" así como del estadístico de superfluidez.

Los tests de aleatorización para estimar la significación de los estadísticos antes mencionados pueden basarse en la permutación completa de los datos pero este tipo de tests es irreal y demasiado conservador ya que supone la independencia de los datos muestreados lo cual es improbable en un contexto ecológico pues implicaría la ausencia de autocorrelación espacial y, por tanto, de fronteras (Fortin y Jacquez, 2000; Fagan *et al.*, 2003). Existen tests más aconsejables basados en la

aleatorización restringida de las fronteras que consideran el grado original de autocorrelación espacial de los datos (Oden *et al.*, 1993). Otros tests de aleatorización restringida dividen el área de muestreo en subáreas espacialmente homogéneas o bien tienen en cuenta el grado de semejanza entre distintas observaciones para definir subgrupos de localizaciones similares.

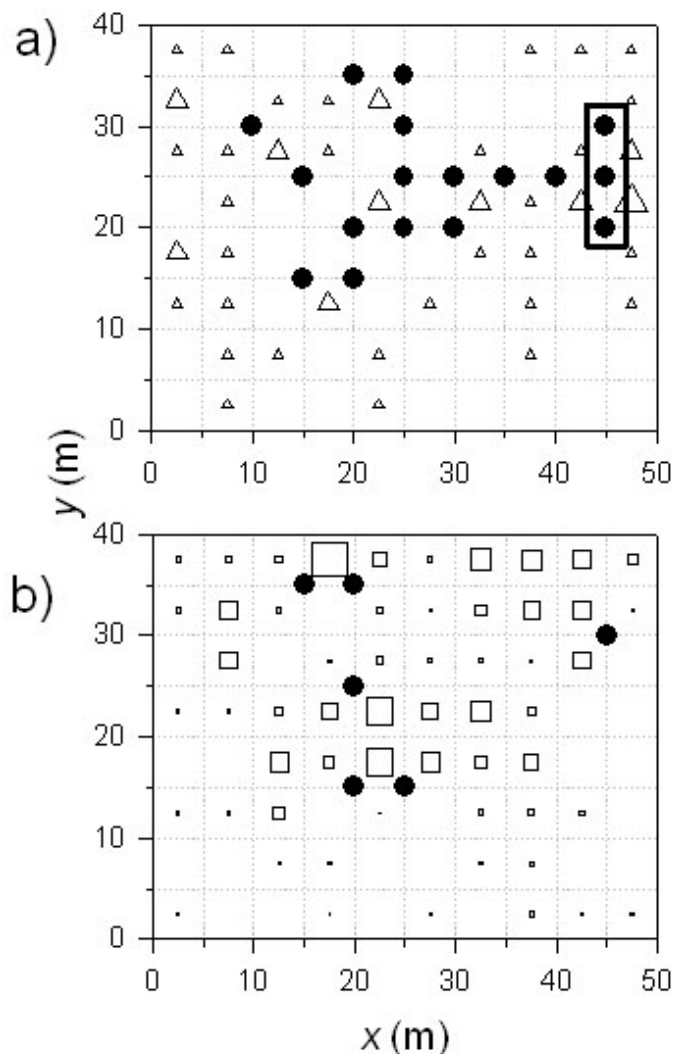


Figura 5. Ejemplo de detección de fronteras de cobertura de adultos (a) y densidad de plántulas (b) de *Pinus uncinata* mediante "lattice-wombling" en una parcela de 50 x 40 m situada en el Castillo de Vinuesa (Soria, Sistema Ibérico). Los símbolos negros corresponden a elementos de frontera y los símbolos blancos indican el valor de la variable para cuadrículas de 5 m x 5 m (el tamaño es proporcional al valor de la variable). Sólo apareció una subfrontera significativa (cuadrado) en el caso de la cobertura (a). Modificado de Camarero y Gutiérrez (1999).

Estadísticos de solapamiento

Los estadísticos de solapamiento cuantifican la relación espacial entre fronteras de dos tipos (atracción/repulsión) y determinan si esta relación espacial es significativa (Fig. 6). Las fronteras ecológicas basadas en datos bióticos (cobertura, tamaño, densidad, edad, diversidad, datos genéticos, etc.) pueden así relacionarse espacialmente a las fronteras derivadas de datos ambientales (clima, suelos, polución, etc.) para contrastar si coinciden espacialmente (Jacquez, 1995; Fortin *et al.*, 1996). La detección de este solapamiento espacial entre fronteras de distintos tipos permite así cuantificar dicha interacción espacial y seguirla a lo largo del tiempo. Podemos por ejemplo comparar la relación espaciotemporal entre el clima y los límites geográficos de distribución de las especies o entre las fronteras de distribución de animales y las que delimitan el bosque y su paso a prados (Fortin *et al.*, 2000).

Jacquez (1995) describió cuatro estadísticos de solapamiento, basados en las distancias medias al vecino más próximo, para dos grupos de fronteras calculados para las variables X e Y (**Fig. 6**): O_s , que mide el número de coincidencias espaciales entre dos grupos de fronteras o número de BEs de los dos grupos que aparecen en la misma posición espacial (en la **Fig. 6**, $O_s = 9$); O_x y O_y que estiman cómo las posiciones de las fronteras de las variables X e Y afectan a las posiciones de las fronteras Y y X, respectivamente; O_{xy} , que cuantifica la influencia espacial mutua entre dos tipos de fronteras.

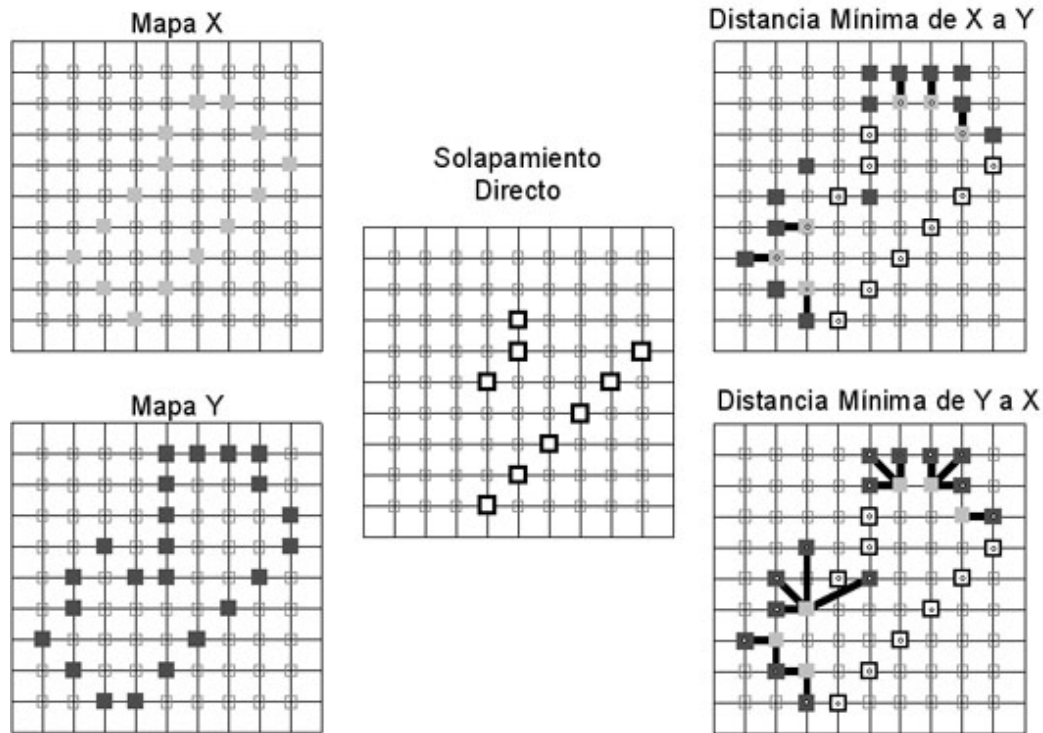


Figura 6. Estadísticos de solapamiento espacial entre fronteras (“overlap statistics”). Se calculan las tasas de cambio mediante “lattice-wombling” en cada centroide (cuadrados vacíos) entre celdas adyacentes formando un cuadrado. Las posiciones de las fronteras se indican como cuadrados grises claros en el mapa de la variable X y como cuadrados grises oscuros en el mapa de la variable Y (parte izquierda). En el caso del estadístico de solapamiento espacial directo (O_s , gráfico central) los cuadrados grandes de trazo grueso indican las posiciones donde las localizaciones de las fronteras de los mapas de las variables X e Y coinciden (9 en total). En el caso de los estadísticos de distancia mínima (O_x , O_y , gráficos a la derecha) se compara la distancia mínima desde las posiciones de las fronteras de la variable X hasta las de la variable Y (cuadrados grises claros con circulitos vacíos, 6 unidades) frente a la distancia mínima desde las posiciones de las fronteras de la variable Y hasta las de la variable X (cuadrados grises oscuros con circulitos vacíos, 17,96 unidades).

La significación de los estadísticos de solapamiento se estima mediante tests basados en permutaciones de las tasas de cambio y no de los datos brutos porque las tasas de cambio ya incluyen la estructura espacial de la variable. Los estadísticos de solapamiento suelen expresarse de forma estandarizada para comparar distintos estudios y mostrar qué frontera influye más sobre la posición espacial de la otra. Así, si O_x es mucho menor que O_y las posiciones de las fronteras de la variable X afectan más a las posiciones de las fronteras de la variable Y que viceversa. En el caso de fronteras espacialmente asociadas los tres últimos estadísticos (O_x , O_y , O_{xy}) suelen mostrar valores bajos y significativos, mientras que en el caso de repulsión entre fronteras sus valores son altos y significativos. Por ejemplo, Fortin *et al.* (1996) encontraron en un bosque templado que las fronteras de datos de la vegetación arbórea (p.ej. densidad) solapaban con las fronteras derivadas de datos edáficos pero no sucedía así con las fronteras de diversidad de plantas lo que indicaba la importancia relativa del suelo en determinar los patrones espaciales de la vegetación. Camarero *et al.* (2006) describieron cómo las fronteras de la cobertura arbórea influían negativamente sobre las fronteras de diversidad del sotobosque en ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos poco perturbados.

Otros métodos para detectar fronteras: 'wavelets'

Esta pequeña revisión de métodos cuantitativos de detección y descripción de fronteras es en cierto modo incompleta dado que son técnicas diversas procedentes de disciplinas científicas diferentes que ya han sido usadas en ecología. Esta diversidad anima al ecólogo a estar atento ante nuevos métodos procedentes de disciplinas aparentemente alejadas de la ecología. Ya sucedió hace dos décadas cuando diversos métodos estadísticos del análisis de series temporales fueron traspuestos al análisis espacial en ecología (p.ej. los correlogramas). De nuevo se han trasvasado técnicas originalmente diseñadas para la descomposición y estudio de patrones de series temporales y del análisis de imágenes al ámbito espacial. Este es el caso de las onditas ("wavelets") que ya se han aplicado en ecología vegetal para la detección de fronteras y que forman parte de otra "familia" de métodos (Bradshaw y Spies, 1992; Dale y Mah, 1998; Csillag y Kabos, 2002; Camarero *et al.*, 2006). El uso de las onditas enlaza directamente dos de los temas pendientes en la detección de fronteras: la definición de modelos nulos adecuados necesarios para realizar los tests de aleatorización de los estadísticos de fronteras y de solapamiento y la sensibilidad de las fronteras a los cambios de escala ya que las onditas analizan el patrón espacial mediante una aproximación jerárquica. Las onditas permiten detectar estos cambios de escala pero, como en los métodos de "wombling", no existen aún tests de aleatorización adecuados para decidir si una frontera es o no es significativa.

Las "wavelets" (onditas) proceden de la ingeniería electrónica y del análisis de señales y permiten identificar las escalas del patrón espacial analizado, ya sean datos cuantitativos de una serie continua tomada en una o dos dimensiones, a la vez que muestran dónde aparecen las fronteras (Torrence y Compo, 1998). Su robustez ante la anisotropía y la falta de estacionariedad las hace muy convenientes para datos ecológicos. Se puede imaginar cómo una ondita de forma definida recorre un transecto y en aquellos puntos en los que la ondita "resuena" con los datos se producen picos de varianza que corresponden a cambios bruscos o fronteras. Este análisis se repite con la ondita de igual forma pero a distintas escalas. La varianza se calcula promediando todos los valores de la serie de datos para cada escala espacial o bien promediando todas las escalas para cada posición espacial. El tipo de ondita seleccionada afecta mucho a los resultados del análisis ya que hay varios tipos y algunos como la ondita de Haar son los más apropiados para detectar fronteras (Dale y Mah, 1998).

Conclusiones finales

La detección cuantitativa de fronteras es una herramienta útil y objetiva para monitorizar cómo los ecotonos responden al cambio global, especialmente a los cambios de uso del suelo y al cambio climático (**Fig. 7**). La detección de fronteras puede servir para evaluar en el tiempo cómo un ecotono se desplaza o cambia en función de las perturbaciones que le afecten o bien a lo largo de gradientes ambientales marcados.



Figura 7. Detección de la frontera de altura o densidad de *Pinus uncinata* en el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos del límite altitudinal superior del bosque (Sierra de las Cutas, Ordesa, Pirineo oscense, 2100 m s.n.m.; foto tomada en junio del 2005). Las líneas discontinuas indican fronteras para las variables mencionadas desde el presente (línea negra) hasta una futura hipotética ascensión del bosque (líneas gris y blanca). En primer plano se observan individuos arbustivos aislados ("krummholz") y en segundo plano aparecen individuos arbóreos. Nótese las acículas marrones en los árboles del bosque por daños debidos a la desecación invernal.

La detección cuantitativa de fronteras de variables medidas en dos dimensiones mediante las distintas técnicas de “wombling” ha sido un avance importante, desde los puntos de vista estadístico y ecológico, en el estudio de la delimitación y descripción de fronteras y ecotonos. Los estadísticos de frontera permiten describir las características espaciales de las fronteras detectadas en un área de muestreo. Los estadísticos de solapamiento sirven para cuantificar la relación espacial entre dos grupos de fronteras, por ejemplo las derivadas de variables ambientales y aquellas derivadas de variables bióticas (cobertura, densidad, tamaño, edad, diversidad, etc.).

Quedan aún muchas cuestiones metodológicas y ecológicas por resolver dentro de la detección cuantitativa de fronteras como la ponderación de fronteras de especies raras o sensibles frente a las fronteras de especies más comunes. La detección de fronteras mediante espectros de diversidad parece también una herramienta útil en el caso de patrones de diversidad a pequeña escala espacial (Margalef, 1974; Camarero *et al.*, 2005). Se debe finalmente integrar la teoría estadística y las cuestiones ecológicas a responder. Por ejemplo los tests de aleatorización restringida deberían mantener la autocorrelación espacial de interés en los datos de forma que permitieran detectar las fronteras más fuertes y coherentes. De nuevo volvemos aquí al tema recurrente del binomio patrón-proceso y a uno de los principales objetivos del análisis espacial: inferir los procesos subyacentes describiendo el patrón espacial de forma adecuada, teniendo en cuenta la estructura de los datos.

Agradecimientos

JJC agradece el apoyo de un contrato postdoctoral INIA-Gob. Aragón. Los datos de Vinuesa se obtuvieron en el proyecto AMB95-0160 (CICYT) dirigido por la Dra. E. Gutiérrez (Univ. Barcelona).

Referencias

- Barbujani, G., Oden, N.L. y Sokal, R.R. 1989. Detecting regions of abrupt change in maps of biological variables. *Systematic Zoology* 38: 376-389.
- Barbujani, G. y Sokal, R.R. 1990. Zones of sharp genetic change in Europe are also linguistic boundaries. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 87: 1816-1819.
- Bradshaw, G.A. y Spies, T.A., 1992. Characterizing canopy gap structure in forests using wavelet analysis. *Journal of Ecology* 80: 205-215.
- Brubaker, L.B. 1986. Responses of tree populations to climatic change. *Vegetatio* 67: 119-130.
- Burrough, P. A. 1987. Spatial aspects of ecological data. En: R.H.G. Jongman, C.J.F. ter Braak y O.F.R. Van Tongeren (Eds.). *Data analysis in community and landscape ecology*, pp. 213-248. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C. y Jones, C.G. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience* 53: 750-758.
- Camarero, J.J. y Gutiérrez, E. 1999. Estructura, patrón espacial y regeneración de una población de *Pinus uncinata* Ram. en su límite occidental de distribución (Castillo de Vinuesa, Soria-La Rioja). *Zubía* 17: 99-153.
- Camarero, J. J., Gutiérrez, E. y Fortin, M.-J. 2000. Boundary detection in altitudinal treeline ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Arctic and Alpine Research* 32: 117-126.
- Camarero, J.J., Bartumeus, F. y Gutiérrez, E. 2005. La detección de fronteras mediante espectros de diversidad: ejemplos con patrones de plantas vasculares a lo largo de ecotonos del límite del bosque en los Pirineos. *Actas del Congreso “La unidad en la diversidad: un congreso de ecología tras el legado de Margalef”*, Barcelona.
- Camarero, J. J., Gutiérrez, E. y Fortin, M.-J. 2006. Spatial patterns of plant richness across treeline ecotones in the Pyrenees reveal different locations for richness and tree cover boundaries. *Global Ecology and Biogeography* 15: 182-191.
- Csillag, F., Boots, B., Fortin, M.-J., Lowell, K. y Potvin, F. 2001. Multiscale characterization of boundaries and landscape ecological patterns. *Geomatica* 55: 291-307.
- Csillag, F. y Kabos, S. 2002. Wavelets, boundaries and the analysis of landscape pattern. *Écoscience* 9: 177-190.

- Dale, M.R.T. y Mah, M. 1998. The use of wavelets for spatial pattern analysis in ecology. *Journal of Vegetation Science* 9: 805-814.
- 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.
- Fortin, M.-J. 1994. Edge detection algorithms for two-dimensional ecological data. *Ecology* 75: 956-965.
- Fortin, M.-J. 1997. Effects of data types on vegetation boundary delineation. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1851-1858.
- Fortin, M.-J. 1999a. Spatial statistics in landscape ecology. En: J.M. Klopatek y R.H. Gardner (Eds.). *Landscape ecological analysis. Issues and applications*, pp. 253-279. Springer-Verlag: New York.
- Fortin, M.-J. 1999b. The effects of quadrat size and data measurement on the detection of boundaries. *Journal of Vegetation Science* 10: 43-50.
- Fortin, M.-J. y Drapeau, P. 1995. Delineation of ecological boundaries: comparison of approaches and significance tests. *Oikos* 72: 323-332.
- Fortin, M.-J., Drapeau, P. y Jacquez, G.M. 1996. Quantification of the spatial co-occurrences of ecological boundaries. *Oikos* 77: 51-60.
- Fortin, M.-J. y Jacquez, G.M. 2000. Randomization tests and spatially autocorrelated data. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81: 201-205.
- Fortin, M. J., Olson, R.J., Ferson, S., Iverson, L., Hunsaker, C., Edwards, G., Levine, D., Butera, K. y Klemas, V. 2000. Issues related to the detection of boundaries. *Landscape Ecology* 15: 453-466.
- Fortin, M.-J. y Dale, M.R.T. 2005. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge Univ. Press.
- Fortin, M.-J., Keitt, T.H., Maurer, B.A., Taper, M.L., Kaufman, D.M. y Blackburn, T.M. 2005. Species' geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. *Oikos* 108: 7-17.
- Hansen, A. J. y di Castri, F. (Eds.) 1992. *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Springer-Verlag, New York.
- Holland M. M., Risser P. G. y Naiman R. J. (Eds.) 1991. *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Chapman & Hall, New York.
- Jacquez, G.M. 1995. The map comparison problem: tests for the overlap of geographical boundaries. *Statistics in Medicine* 14: 2343-2361.
- Jacquez, G.M., Maruca, S. y Fortin, M.-J. 2000. From fields to objects: a review of geographic boundary analysis. *Journal of Geographical Systems* 2: 221-241.
- Johnston, C.A., Pastor, J. y Pinay, G. 1992. Quantitative methods for studying landscape boundaries. En: *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. A. Hansen y F. di Castri (Eds.), pp. 107-128. New York: Springer-Verlag.
- Kent, M., Moeed, R.A., Reid, C.L., Pakeman, R. y Weaver, R. 2006. Geostatistics, spatial rate of change analysis and boundary detection in plant ecology and biogeography. *Progress in Physical Geography* 30: 201-231.
- Kullman, L. 1989. Recent retrogression of the forest-alpine tundra ecotone (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in the Scandes Mountains, Sweden. *Journal of Biogeography* 16: 83-90.
- Leeuwen C.G., van. 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15: 25-46.
- Maarel E., van der. 1976. On the establishment of plant community boundaries. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 89: 415-443.

- Maarel E., van der 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science* 1:135-138.
- Margalef, R. 1974. Ecología. Omega, Barcelona.
- Margalef, R. 1991. Teoría de los Sistemas Ecológicos. Publicacions de la Universitat de Barcelona, Barcelona.
- McCoy, E.D., Bell, S.S. y Walters, K. 1986. Identifying biotic boundaries along environmental gradients. *Ecology* 67: 749-759.
- Noble, I.R. 1993. A model of the responses of ecotones to climate change. *Ecological Applications* 3: 396-403.
- 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.
- Rubert de Ventós, X. 2006. La teoría de la frontera. "Sessió conjunta en homenatge al doctor Margalef: Espai i temps en ecologia". IEC, SCB, Barcelona.
- Schilthuizen, M. 2000. Ecotone: speciation-prone. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 130-131.
- Torrence, C. y Compo, G.P. 1998. A practical guide to wavelet analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79: 61-78.
- Webster, R. 1973. Automatic soil-boundary location from transect data. *Mathematical geology* 5: 27-37.
- Whittaker, R.H. 1960, Vegetation of the Siskiyou Mountains , Oregon and California . *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Wiegand, T., Camarero, J.J., Rüger, N. y Gutiérrez, E. 2006. Abrupt population changes in treeline ecotones along smooth gradients. *Journal of Ecology* 94: 880-892.
- Wilson, J.B. y Agnew, A.D.Q. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* 23: 263-336.
- Wilson, W.G. y Nisbet, R.M. 1997. Cooperation and competition along smooth environmental gradients. *Ecology* 78: 2004-2017.
- Wilson, W.G., Nisbet, R.M., Ross, A.H., Robles, C. y Desharnais, R. A. 1996. Abrupt population changes along smooth environmental gradients. *Bulletin of Mathematical Biology* 58: 907-922.
- Womble, W.H., 1951. Differential systematics. *Science* 114: 315-322.
- Yamamura, N. 1976. A mathematical approach to spatial distribution and temporal succession in plant communities. *Bulletin of Mathematical Biology* 38: 517-526.