

# Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal

V. Rozas<sup>1\*</sup> y J. J. Camarero<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ecología. CIFA de Lourizán. Xunta de Galicia. Apdo. 127. 36080 Pontevedra. España

<sup>2</sup> Unidad de Recursos Forestales. CITA. Gobierno de Aragón. Apdo. 727. 50080 Zaragoza. España

---

## Resumen

En este trabajo se revisan algunos métodos modernos de análisis uni- y bivalente de los patrones de puntos utilizados habitualmente en ecología. Se aplicaron el análisis refinado de la distancia al vecino más próximo, la función  $K$  de Ripley y la técnica SADIE para analizar patrones de puntos simulados y reales. Un patrón aleatorio, tres patrones en agregados de 3, 5 y 10 m de radio, y tres patrones regulares con distancias de inhibición de 2, 4 y 6 m, fueron simulados para comparar la eficiencia de los diferentes métodos. Los patrones reales proceden de dos bosques caducifolios del litoral cantábrico y un bosque de coníferas en la Sierra de Cebollera-Urbión. Las tres técnicas permitieron diferenciar entre un patrón univariante aleatorio, agregado y regular. El análisis del vecino más próximo y la función  $K$  reflejaron las distancias de inhibición en los patrones regulares, pero solo la función  $K$  permitió detectar el tamaño de los agregados. Los individuos juveniles mostraron un patrón en agregados, mientras que los adultos presentaron un patrón aleatorio. Respecto a los análisis bivariantes, se obtuvieron evidencias de atracción y repulsión espacial entre algunos patrones simulados, a pesar de que estos son procesos independientes. Los patrones reales mostraron repulsión espacial entre los individuos juveniles y adultos, así como atracción entre juveniles de tamaños diferentes. Los resultados se interpretaron en relación con la bibliografía disponible sobre ecología forestal. Se discute la importancia de aplicar métodos apropiados para la corrección del efecto de borde y la utilización de modelos nulos alternativos al de aleatoriedad espacial.

**Palabras clave:** patrón espacial, vecino más próximo,  $K$  de Ripley, SADIE, modelos nulos.

## Abstract

### Spatial analysis techniques applied in forest ecology: point pattern analyses

Several methods for analyzing uni- and bivariate point patterns, commonly used in ecology, are reviewed in this work. The refined nearest neighbor method, the Ripley's  $K$  function and the SADIE technique were used to analyze simulated and real spatial point patterns. A random pattern, three clumped patterns with radius of 3, 5 and 10 m, and three random patterns with inhibition distances of 2, 4 and 6 m, were simulated to check the efficiency of the methods. Real patterns were measured in two deciduous forests in the Cantabrian lowlands and a coniferous forest in the Cebollera-Urbión Range. All techniques were able to distinguish between random, clumped and regular patterns. Nearest neighbor method and  $K$  function displayed inhibition distances in regular patterns, but  $K$  function alone detected the clump size. Juveniles showed clumped spatial patterns, while adults displayed a random distribution. For bivariate analyses, some simulated patterns displayed significant evidence of spatial attraction or repulsion. Real patterns indicated spatial repulsion between juveniles and adults, and attraction between differently sized juveniles. The results were interpreted according to the available information on forest ecology. The use of appropriate methods for edge effect correction, and null models alternative to the complete spatial randomness, is also discussed.

**Key words:** spatial pattern, nearest neighbor, Ripley's  $K$ , SADIE, null models.

---

## Introducción

Los métodos cuantitativos de análisis espacial tienen como objetivo la detección y descripción de pa-

trones de distribución espacial, permitiendo evaluar hipótesis sobre los procesos ecológicos que han causado el patrón observado. La heterogeneidad espacial derivada de perturbaciones que eliminan árboles dominantes en el dosel forestal, puede condicionar la regeneración, la estructura de las poblaciones y la coexistencia de las especies (Turner y Franz, 1985; He *et*

---

\* Autor para la correspondencia: vrozas.cifal@siam-cma.org  
Recibido: 15-10-04; Aceptado: 23-02-05.

*al.*, 1997; Dalling *et al.*, 1998; Lusk y Smith, 1998; Antos y Parish, 2002). Los procesos de dispersión de propágulos y reproducción vegetativa presentan un relevante componente espacial que caracteriza la estrategia de vida de cada especie (Hamill y Wright, 1986; Kenkel, 1993; Little y Dale, 1999). El análisis de los patrones de variación espacial del crecimiento y la mortalidad es un método eficaz para estudiar la competencia intraespecífica en poblaciones naturales (Kenkel, 1988; Duncan, 1991; He y Duncan, 2000). Los procesos de competencia o facilitación pueden ser estudiados mediante el análisis de los patrones espaciales bivariantes, los cuales cuantifican la interacción espacial existente entre dos especies que coexisten (Rejmánek y Lepš, 1996; Haase *et al.*, 1996; Moer, 1997; Chen y Bradshaw, 1999).

Existe una gran diversidad de métodos para la cuantificación del patrón espacial en forma de índices que proporcionan una estimación global del patrón. Los métodos clásicos para la cuantificación del patrón espacial se encuentran descritos en diversas revisiones (Greig-Smith, 1964; Pielou, 1969; Diggle, 1983; Upton y Fingleton, 1985; Krahulec *et al.*, 1990; Condés y Martínez-Millan, 1998; Dale, 1999; Liu, 2001). Más recientemente se han incorporado a la investigación en ecología forestal métodos que permiten determinar no sólo el tipo y la intensidad del patrón, sino también su rango espacial. El índice de Morisita (1959) y el método de Iwao (1972) permiten estimar la variación del tipo y la intensidad del patrón a lo largo de un gradiente de escalas espaciales. El índice de Morisita se ha utilizado en numerosos trabajos sobre ecología forestal (Williamson, 1975; Veblen *et al.*, 1980; Sakai y Oden, 1983; Stewart, 1986; Taylor y Zisheng, 1988; Taylor *et al.*, 1996; Manabe y Yamamoto, 1997; Souza y Martins, 2002; Bunyavejchewin *et al.*, 2003; Miyadokoro *et al.*, 2003), mientras que el método de Iwao es utilizado básicamente por autores japoneses (Nakashizuka y Numata, 1982; Ohkubo *et al.*, 1988; Manabe *et al.*, 2000). Estos dos métodos no serán estudiados en este trabajo, ya que no existen programas al uso de libre distribución para su cálculo.

La adaptación de diversas técnicas utilizadas en otras disciplinas científicas y técnicas para el análisis de datos espaciales, ha proporcionado un considerable avance en el estudio de numerosos problemas ecológicos (Rossi *et al.*, 1992; Perry *et al.*, 2002). Existe una literatura paralela para cada uno de los métodos de análisis, lo cual ha impedido una comunicación fluida entre los investigadores y ha retarda-

do el progreso en esta área emergente de investigación (Liebhold y Gurevitch, 2002). La utilización en España de los métodos modernos de análisis espacial para la investigación en ecología forestal es muy limitada, probablemente como consecuencia del desconocimiento de las técnicas y los programas informáticos apropiados. Los objetivos del presente artículo son: (1) realizar una síntesis de los métodos modernos de análisis espacial de patrones de puntos con utilidad en ecología forestal, (2) describir las prestaciones de los programas de libre distribución de análisis de patrones de puntos aplicables en ecología forestal, y (3) aplicar los métodos expuestos al análisis de casos prácticos, tanto simulados como reales, que ilustren su utilidad en la inferencia de procesos ecológicos y la comprobación de hipótesis en ecología forestal.

## Patrones espaciales analizados

### Patrones espaciales simulados

Fueron simulados siete patrones de 500 puntos distribuidos en una superficie de  $100 \times 100$  m mediante el programa informático «Patterns» (Tabla 1). Los patrones de puntos simulados fueron: un patrón aleatorio uniforme, tres patrones en agregados de 3, 5 y 10 m de radio, respectivamente, y tres patrones regulares con distancias de inhibición de 2, 4 y 6 m (Tabla 2). El patrón aleatorio fue generado por localización aleatoria de puntos con una distribución de Poisson. Los patrones en agregados derivaron de un proceso agregado de Poisson: se generaron puntos parentales distribuidos aleatoriamente y posteriormente puntos derivados distribuidos al azar alrededor de los parentales, dentro de un radio de agregación especificado. Los patrones regulares derivaron de un proceso simple de inhibición: se generaron localizaciones aleatorias de puntos, comprobando que en cada nuevo punto la distancia a su vecino más próximo fuese igual o mayor que una distancia de inhibición especificada. Debido a la limitación impuesta por la distancia de inhibición, los patrones regulares con distancias de inhibición de 4 y 6 m presentaron una menor densidad de puntos que el resto, mostrando tamaños de muestra de 426 y 199 puntos, respectivamente. En la Fig. 1 se muestra un ejemplo de cada uno de los tres tipos de patrones de puntos simulados.

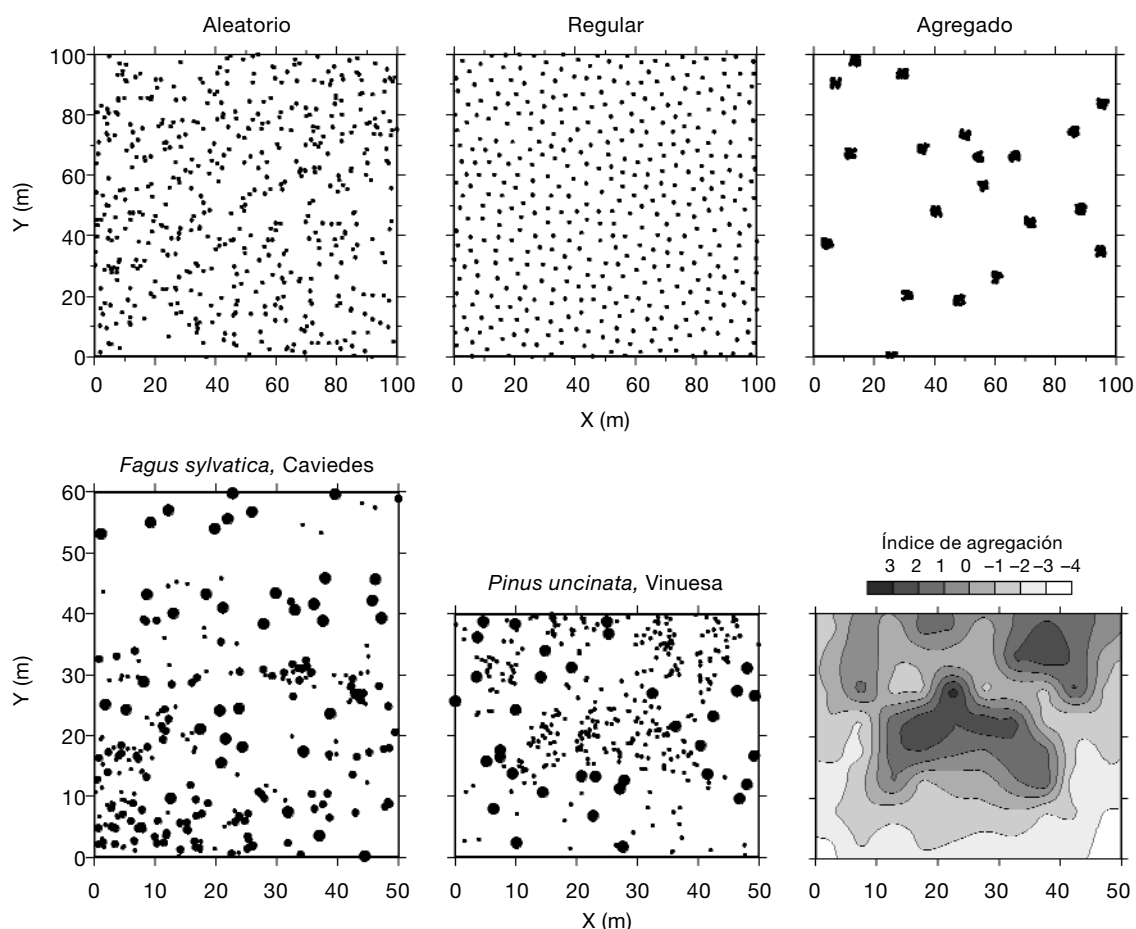
**Tabla 1.** Características de los programas informáticos recomendados en este artículo

Programa	Plataforma	Autor	Análisis estadísticos	Fuente
NN-RipK-Patterns	DOS	Melinda Moeur	Vecino más próximo, $K$ uni- y bivariantes (corrección del efecto de borde según Getis y Franklin, 1987), generación de patrones simulados	<a href="http://forest.moscowfsl.wsu.edu/">http://forest.moscowfsl.wsu.edu/</a>
Spatial Analysis Programs	DOS	Richard Duncan	$K$ uni- y bivariente, análisis espacial de la mortalidad (corrección del efecto de borde según Getis y Franklin, 1987)	<a href="http://www.blackwellpublishing.com/issue.asp?ref=0022-0477&amp;vid=88&amp;iid=4&amp;oc=jec08804&amp;s=&amp;site=1">http://www.blackwellpublishing.com/issue.asp?ref=0022-0477&amp;vid=88&amp;iid=4&amp;oc=jec08804&amp;s=&amp;site=1</a>
SPPA	Windows	Peter Haase	$K$ uni- y bivariente (corrección del efecto de borde según Haase, 1995)	<a href="http://home.t-online.de/home/haasep/newspage.htm">http://home.t-online.de/home/haasep/newspage.htm</a>
SADIE	DOS	Joe Perry	Patrón univariante de mapas de puntos, patrón uni- y bivariente de recuento de puntos en cuadrados	<a href="http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/pie/sadie/">http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/pie/sadie/</a>
ADE-4	Macintosh, Windows	François Goreaud, Raphaël Pélissier	$K$ uni- y bivariente, parcelas rectangulares, circulares e irregulares (corrección del efecto de borde según Goreaud y Pélissier, 1999)	<a href="http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/">http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/</a>
PASSAGE	Windows	Michael Rosenberg	Transformación de mapas de puntos a recuento de puntos en cuadrados, índices de dispersión, $K$ univariante	<a href="http://lsweb.la.asu.edu/rosenberg/Passage/">http://lsweb.la.asu.edu/rosenberg/Passage/</a>
Programita	Windows	Thorsten Wiegand	$K$ y $O$ uni- y bivariantes, parcelas de forma arbitraria, hipótesis nulas CSR, Poisson heterogéneo, modelos de Neyman-Scott y «hard-soft core»	<a href="http://pinus.oesa.ufz.de/towi/towi_programita.html">http://pinus.oesa.ufz.de/towi/towi_programita.html</a>

**Tabla 2.** Características de los patrones de puntos analizados

Patrón	$N$	Forma y tamaño de la parcela	Descripción	Origen
Aleat500	500	100 × 100 m	Patrón aleatorio de 500 puntos	Simulado
Agreg3m	500	100 × 100 m	Patrón agregado, 20 grupos de 3 m de radio	Simulado
Agreg5m	500	100 × 100 m	Patrón agregado, 10 grupos de 5 m de radio	Simulado
Agreg10m	500	100 × 100 m	Patrón agregado, 5 grupos de 10 m de radio	Simulado
Regul2m	500	100 × 100 m	Patrón regular, distancia de inhibición 2 m	Simulado
Regul4m	426	100 × 100 m	Patrón regular, distancia de inhibición 4 m	Simulado
Regul6m	199	100 × 100 m	Patrón regular, distancia de inhibición 6 m	Simulado
FasyBrinzal	118	50 × 60 m	<i>Fagus sylvatica</i> , 2 cm ≤ dap < 5 cm	Caviedes, Cantabria
FasyJoven	117	50 × 60 m	<i>Fagus sylvatica</i> , dap ≥ 5 cm, edad < 70 años	Caviedes, Cantabria
FasyMaduro	36	50 × 60 m	<i>Fagus sylvatica</i> , edad > 160 años	Caviedes, Cantabria
PiunPlantula	362	50 × 40 m	<i>Pinus uncinata</i> , edad < 20 años	Vinuesa, Soria
PiunAdulto	35	50 × 40 m	<i>Pinus uncinata</i> , 20 años ≤ edad ≤ 50 años	Vinuesa, Soria
QuroEdad1	56	Irregular, inscrita en 300 × 300 m	<i>Quercus robur</i> , edad < 50 años	Tragamón, Asturias
QuroEdad2	74	Irregular, inscrita en 300 × 300 m	<i>Quercus robur</i> , 200 años ≤ edad < 300 años	Tragamón, Asturias
QuroEdad3	80	Irregular, inscrita en 300 × 300 m	<i>Quercus robur</i> , 300 años ≤ edad < 400 años	Tragamón, Asturias
QuroEdad4	22	Irregular, inscrita en 300 × 300 m	<i>Quercus robur</i> , 400 años ≤ edad < 500 años	Tragamón, Asturias
FasyVivos	142	50 × 50 m	<i>Fagus sylvatica</i> , vivos	Caviedes, Cantabria
FasyMuertos	20	50 × 50 m	<i>Fagus sylvatica</i> , muertos	Caviedes, Cantabria
QuroVivos	40	50 × 50 m	<i>Quercus robur</i> , vivos	Caviedes, Cantabria
QuroMuertos	29	50 × 50 m	<i>Quercus robur</i> , muertos	Caviedes, Cantabria

$N$ : número de puntos del patrón; dap: diámetro a la altura del pecho (1,3 m). Las clases intermedias no mostradas (*Fagus sylvatica* entre 70 y 160 años en Caviedes y *Quercus robur* entre 50 y 200 años en Tragamón) no están representadas en las parcelas (más detalles en Rozas, 2003, 2004).



**Figura 1.** Mapas de puntos correspondientes a algunos de los patrones simulados (aleatorio, regular, agregado) y reales (*Fagus sylvatica*, Caviedes y *Pinus uncinata*, Vinuesa) analizados en este trabajo, los cuales se describen en la Tabla 2. El tamaño de los puntos en los patrones reales indica las diferentes categorías reconocidas (clases de edad en *Fagus sylvatica* y estados de desarrollo en *Pinus uncinata*). Se muestra la estructura espacial del índice local de agregación (gráfico «red-blue») del patrón PinPlan-tula, derivado del recuento de puntos en unidades de  $5 \times 5$  m, según el programa SADIE.

### Patrones espaciales reales

Los ejemplos de casos reales analizados en este trabajo fueron muestreados en diversas localidades del norte de España (Tabla 2, Fig. 1). Tres patrones de puntos corresponden a los brinzales, árboles jóvenes y árboles maduros de *Fagus sylvatica* en una parcela de  $50 \times 60$  m en el bosque de Caviedes, Parque Natural de Oyambre, Cantabria ( $43^{\circ} 20' N$ ,  $04^{\circ} 18' O$ ; 140 msnm; más detalles en Rozas, 2003). Dos patrones corresponden a las plántulas y árboles adultos de *Pinus uncinata* en una parcela de  $50 \times 40$  m en el pico Castillo de Vinuesa, Parque Natural Sierra de Cebollera, entre las provincias de Soria y La Rioja ( $42^{\circ} 01' N$ ,  $02^{\circ} 44' O$ ; 2040 msnm; más detalles en Camarero y Gutiérrez, 1999). Cuatro patrones corresponden a distintas clases de edad de *Quercus robur* en un área irregular, ins-

crita en una superficie de  $300 \times 300$  m, en el Monumento Natural de Tragamón, próximo a Gijón, Asturias ( $43^{\circ} 30' N$ ,  $05^{\circ} 31' O$ ; 30 msnm; más detalles en Rozas, 2004). Los cuatro patrones finales corresponden a los *F. sylvatica* y *Q. robur* vivos y muertos existentes en una parcela de  $50 \times 50$  m en el bosque de Caviedes, Cantabria.

En las localidades de Caviedes y Vinuesa se utilizaron cintas métricas para delimitar las parcelas y medir directamente las coordenadas espaciales ( $x, y$ ) dentro de cuadrículas. Existen métodos alternativos a la medición de coordenadas basados en la medición de distancias entre árboles y/o entre árboles y puntos de referencia (Rohlf y Archie, 1978; Boose *et al.*, 1998). En el caso de Tragamón las coordenadas fueron medidas mediante una estación total topográfica. Este es el método más sofisticado y caro pero más rápido y exacto con

diferencia, incluso para grandes distancias. En general, la precisión con la cual son medidas las coordenadas individuales va a determinar la resolución final de los análisis efectuados (Liu, 2001; Freeman y Ford, 2002). La precisión de las mediciones utilizando cualquiera de los métodos indicados es mayor en parcelas con poca pendiente y una topografía regular (Moeur, 1993).

### Antecedentes sobre estadística espacial

La estadística espacial presenta tres propiedades fundamentales: homogeneidad o estacionariedad, isotropismo y efecto de borde (Ripley, 1981; Diggle, 1983; Upton y Fingleton, 1985; Cressie, 1993; Bailey y Gatrell, 1995). La homogeneidad implica que los datos deben estar normalmente distribuidos, con la misma media y varianza sobre todo el área de estudio. Un patrón heterogéneo mostrará diferente densidad en distintas áreas del plano. Un patrón isotrópico muestra la misma intensidad en todas las direcciones, mientras que un patrón espacial que varía según la dirección es anisotrópico (p. ej., vegetación distribuida a lo largo de cursos de agua, escarpes, etc.). Tanto el tamaño como la forma del área de estudio afectan a la capacidad de muchos estadísticos para estimar con precisión el tipo, intensidad y rango del patrón espacial. El efecto de borde es la causa de la gran importancia que tiene la escala espacial sobre los resultados del análisis del patrón de puntos, cuando el análisis se fundamenta en la medición de distancias entre árboles (Kotliar y Wiens, 1990; Dungan *et al.*, 2002). Existen diversos métodos para la corrección del efecto de borde, los cuales son tratados extensamente en la literatura (Upton y Fingleton, 1985; Getis y Franklin, 1987; Haase, 1995; Goreaud y Pélissier, 1999).

El patrón es la característica de una serie de puntos que describe la localización de estos puntos en términos de la distancia relativa de cada punto con los demás (Upton y Fingleton, 1985). Un aspecto central para la comprensión de la estadística espacial es la noción de patrón aleatorio. Un patrón aleatorio implica que cualquier región del plano tiene la misma probabilidad de contener un punto, definición equivalente a la distribución de Poisson (Cressie, 1993). En general, la suposición de que el patrón de puntos presenta una distribución aleatoria («complete spatial randomness», CSR) será la hipótesis nula para los análisis. Las hipótesis alternativas serán la distribución contagiosa o en agregados, y la sobredispersa o regular.

Es razonablemente fácil determinar estadísticamente si un patrón es aleatorio. Una simple prueba de bondad de ajuste proporciona un test riguroso para comprobar si el patrón observado difiere significativamente de una distribución de Poisson (Upton y Fingleton, 1985). Una prueba alternativa es la comparación de los valores observados de la función de distribución con los obtenidos a partir de múltiples simulaciones generadas a partir de un proceso de Poisson. La realización de una prueba de aleatoriedad para un determinado estadístico mediante simulación de Monte Carlo consiste en generar  $n$  pares de coordenadas aleatorias, siendo  $n$  igual al número de árboles en la muestra. Se calcula el valor del estadístico para cada serie de coordenadas aleatorias, repitiéndose el proceso un número elevado de veces. Los valores máximo y mínimo del estadístico definen los límites superior e inferior del intervalo de confianza.

En este trabajo se utilizan métodos modernos de análisis del patrón espacial: el análisis refinado de la distancia al vecino más próximo, la función  $K$  de Ripley y la metodología SADIE. Utilizando estas técnicas, se realizaron los correspondientes análisis uni- y bivariantes de patrones de puntos simulados y reales. En la Tabla 1 se recoge una relación de los programas informáticos, la mayoría de libre distribución, que se han utilizado para realizar los análisis, junto con sus características principales.

## Análisis de patrones univariantes

### El análisis refinado de la distancia al vecino más próximo

El análisis refinado de la distancia al vecino más próximo es una extensión a una función de distribución acumulativa de la prueba de Clark y Evans (Clark y Evans, 1954; Pielou, 1969), que informa sobre el patrón espacial observado como una función de la distancia  $d$  (Ripley, 1977; Upton y Fingleton, 1985; Moeur, 1993; Dixon, 2002a). Si  $n$  árboles están aleatoriamente distribuidos en un plano de área  $A$ , la función de distribución acumulativa esperada para las distancias al vecino más próximo  $d$  vendrá dada por la distribución de Poisson:

$$G(d) = 1 - e^{-\lambda\pi d^2} \quad [1]$$

siendo  $\lambda = n/A$ . La función de distribución acumulativa empírica es la proporción de plantas que se en-

cuentran a una distancia  $d_i$  al vecino más próximo menor que  $d$ , entre aquellas plantas con distancia al borde más próximo de la parcela  $d_{ib}$ , igual o mayor que  $d$ , para así considerar la corrección del efecto de borde:

$$\hat{G}(d) = \frac{\sum_{i=1}^n \delta_i(d) \xi_i(d)}{\sum_{i=1}^n \xi_i(d)} \quad [2]$$

donde

$$\delta_i(d) = \begin{cases} 1 & \text{si } d_i \leq d \\ 0 & \text{si } d_i > d \end{cases} \quad \text{y} \quad \xi_i(d) = \begin{cases} 1 & \text{si } d_{ib} \geq d \\ 0 & \text{si } d_{ib} < d \end{cases}$$

La comparación de  $G(d)$  y  $\hat{G}(d)$  muestra el tipo y la intensidad del patrón espacial a diferentes rangos de  $d$ . Si  $\hat{G}(d)$  es significativamente mayor que  $G(d)$  existen más distancias observadas al vecino más próximo que las esperadas bajo la asunción de un proceso de Poisson, por lo que el patrón observado es contagioso a la distancia  $d$ . Si  $\hat{G}(d)$  es significativamente menor que  $G(d)$ , entonces el patrón es sobredisperso. En este trabajo se utilizaron intervalos  $d = 0,2$  m para todos los análisis efectuados mediante la distancia al vecino más próximo. Para realizar los análisis se empleó el programa informático NN (Tabla 1), el cual realiza pruebas de aleatoriedad mediante simulaciones de Monte Carlo. Para obtener un intervalo de confianza con un nivel de significación del 0,05 se realizaron 100 simulaciones de Monte Carlo.

## La función $K$ de Ripley

Si un grupo de puntos se distribuye aleatoriamente, por ejemplo mediante un proceso de Poisson con densidad  $\lambda$ , el número esperado de puntos en un círculo de radio  $d$  es  $\lambda\pi d^2$ . La desviación respecto a la aleatoriedad puede cuantificarse mediante la función  $K$  de Ripley (Ripley, 1977, 1981; Upton y Fingleton, 1985; Dixon, 2002b) la cual refleja el tipo, intensidad y rango del patrón espacial mediante el análisis de las distancias existentes entre todos los puntos. Para parcelas rectangulares:

$$K(d) = n^{-2} A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}^{-1} I_{ij}(d) \quad [3]$$

para  $i \neq j$ , donde  $n$  es el número de puntos en la muestra,  $A$  es el área de la parcela en  $m^2$ ,  $w_{ij}$  es el factor de co-

$$\text{rección del efecto de borde y } I_{ij}(d) = \begin{cases} 1 & \text{si } d_{ij} \leq d \\ 0 & \text{si } d_{ij} > d \end{cases},$$

siendo  $d_{ij}$  la distancia existente entre los puntos  $i$  y  $j$ . En los programas «RipK» y «Spatial Analysis Programs», el factor  $w_{ij}$  es calculado según Getis y Franklin (1987), en el programa SPPA es calculado siguiendo a Haase (1995), y en el programa ADE-4 según Goreaud y Pélissier (1999) (Tabla 1). Existen factores de corrección para parcelas de forma circular y con bordes irregulares (Diggle, 1983; Goreaud y Pélissier, 1999). En este trabajo los patrones simulados se analizaron a intervalos de 1 m, mientras que los patrones reales de *F. sylvatica* en Caviedes y de *P. uncinata* en Vinuesa se analizaron a intervalos de 0,5 m. Los patrones de *Q. robur* en Tragamón y los patrones de mortalidad de *Q. robur* y *F. sylvatica* en Caviedes se analizaron a intervalos de 1 m.

La hipótesis de aleatoriedad espacial fue comprobada mediante 100 simulaciones de Monte Carlo. Para garantizar la realización de una prueba de significación de Monte Carlo al nivel 0,05, es aconsejable ejecutar un mínimo de 99 simulaciones, aunque dada la controversia existente al respecto sería aconsejable realizar al menos 999 simulaciones (Besag y Diggle, 1977; Marriott, 1979; Besag y Clifford, 1989; Manly, 1997). La transformación

$$L(d) = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi}} \quad [4]$$

tiene como objeto linealizar la función y estabilizar la varianza. La interpretación suele realizarse representando  $L(d)$ - $d$  frente a la distancia  $d$ , lo cual ajusta la hipótesis nula al valor cero (Besag, 1977). Un patrón en agregados tiene lugar cuando  $L(d)$ - $d$  es significativamente mayor que cero y un patrón regular cuando  $L(d)$ - $d$  es significativamente menor que cero.

Algunos ejemplos de la utilidad de la función  $K$  de Ripley son: el análisis de los patrones de regeneración (Leemans, 1991; Camarero y Gutiérrez, 1999; Kuuluvainen y Rouvinen, 2000; Rozas, 2003), el estudio de la estructura (Chen y Bradshaw, 1999; Mast y Veblen, 1999; Camarero *et al.*, 2000; Chokkalingam y White, 2001; Arévalo y Fernández-Palacios, 2003) y dinámica forestales (Stewart y Rose, 1990; Lusk y Ogden, 1992; Duncan, 1993; Rogers, 1999; Antos y Parish, 2002), el análisis de las causas de la mortalidad (Sterner *et al.*, 1986; Rebertus *et al.*, 1989; Cole y Syms, 1999), o investigaciones a largo plazo sobre los cam-

bios en la estructura espacial (Peterson y Squiers, 1995; Vacek y Lepš, 1996; Ward *et al.*, 1996; Aldrich *et al.*, 2003).

Un caso particular es la aplicación de la función  $K$  al análisis de los patrones de mortalidad, en el cual se plantea una hipótesis nula específica, calculándose los intervalos de confianza para la misma (Duncan, 1991; He y Duncan, 2000). La hipótesis de mortalidad aleatoria sostiene que la distribución espacial de los árboles supervivientes no difiere significativamente de la esperada suponiendo que la mortalidad fuese un evento aleatorio (Sterner *et al.*, 1986; Kenkel, 1988). En este trabajo se utilizó el programa informático «Mort» (proporcionado por R. Duncan) para analizar los patrones de mortalidad en poblaciones de *F. sylvatica* y *Q. robur* (Tabla 2).

## La técnica SADIE

El programa SADIE («Spatial Analysis by Distance Indices»; Perry, 1995, 1998; Perry *et al.*, 1999; Perry y Dixon, 2002), constituye una metodología original para el análisis del patrón de puntos. Esta técnica ha sido poco utilizada en ecología vegetal (Kleijn y Steinger, 2002; Maestre y Cortina, 2002) y hasta el momento no ha sido utilizada en ecología forestal. Si los datos están en forma de mapas de puntos, el patrón original es transformado secuencialmente en un patrón regular (Perry, 1995). SADIE calcula una medida de la distancia  $D$  del patrón original a la regularidad como la suma de todas las distancias individuales entre su posición inicial y final. La hipótesis de aleatoriedad espacial es contrastada mediante la generación de patrones aleatorios y el cálculo de la distancia a la regularidad para cada uno de ellos. En este trabajo se utilizaron 100 simulaciones para un nivel de significación  $\alpha=0,05$ .

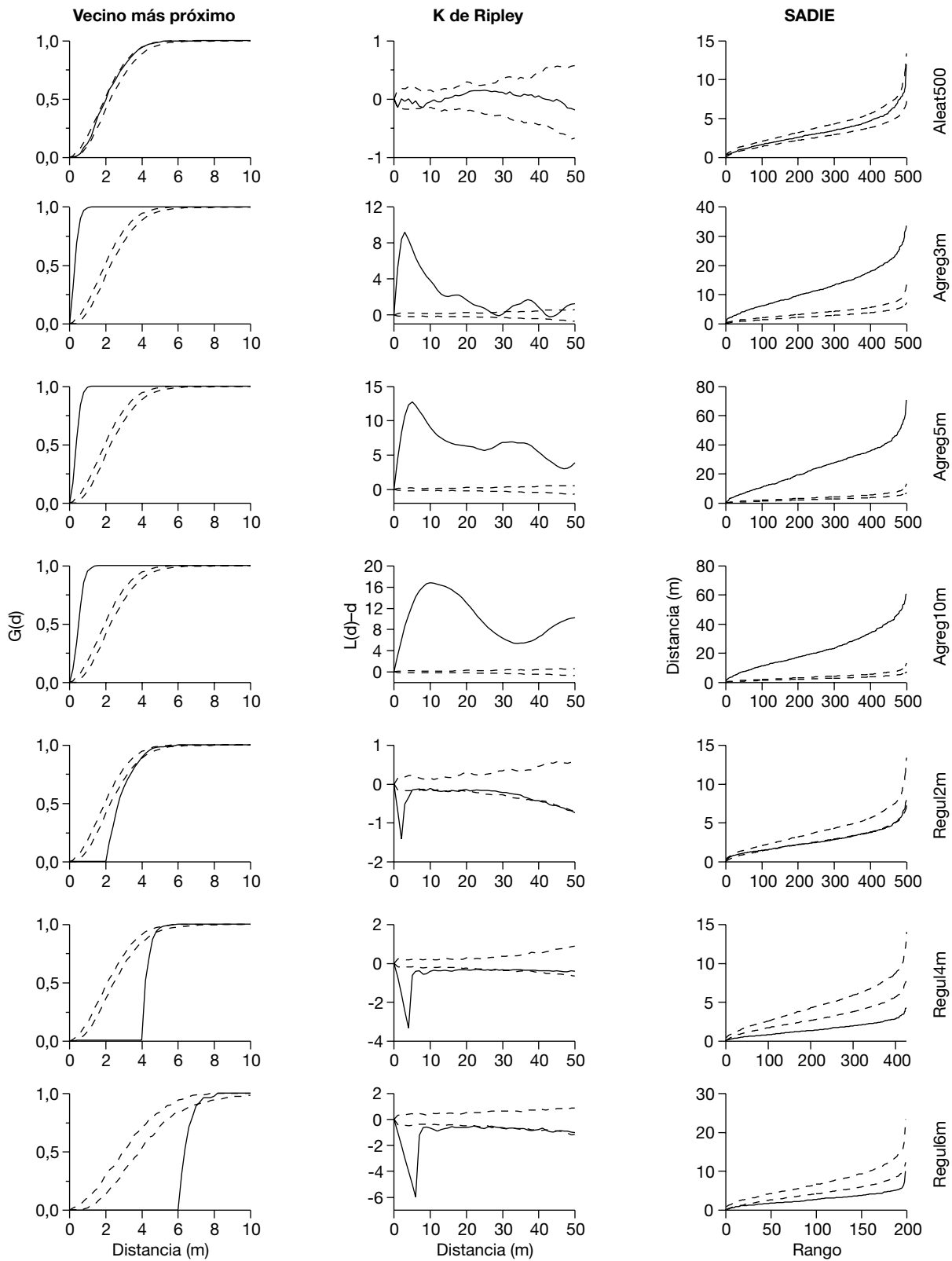
El programa calcula la distancia promedio a la regularidad de los patrones simulados,  $E_p$ , y un índice de agregación  $I_p$  como la razón entre las distancias observada y esperada. Valores  $I_p > 1$  indican agregación, valores  $I_p = 1$  indican aleatoriedad y valores  $I_p < 1$  indican regularidad. La probabilidad de la desviación respecto a la aleatoriedad es la relación entre el número de simulaciones que proporcionaron distancias a la regularidad mayores y menores que la observada. Si la probabilidad es menor que 0,05 el patrón es en agregados, si es mayor que 0,95 el patrón es regular. El programa SADIE proporciona también una función

de distribución de las distancias de cada punto a la regularidad ordenadas por rango de orden ascendente, junto con los intervalos de confianza obtenidos mediante simulaciones de una distribución aleatoria. La interpretación se realiza a partir de gráficos rango-distancia, indicando agregación los valores por encima del intervalo de confianza y regularidad los valores por debajo. Si los datos están en forma de recuento de puntos en unidades espacialmente referenciadas, SADIE realiza análisis del patrón espacial univariante (Perry, 1998) y construye gráficos «red-blue» a partir del índice de agregación, que diferencian los agregados (red) y los claros (blue) en el patrón espacial (Perry *et al.*, 1999; Fig. 1). El programa PASSAGE (Tabla 1) realiza directamente la transformación de mapas de puntos en recuento de puntos en unidades cuadradas o rectangulares, sin más que especificar el tamaño de dichas unidades.

## Análisis univariantes en parcelas regulares

En el caso de los patrones de puntos simulados, las técnicas de la distancia al vecino más próximo,  $K$  de Ripley y SADIE presentaron distinta eficiencia en la detección del tipo y rango del patrón (Fig. 2). Todas ellas permiten diferenciar entre un patrón aleatorio, agregado y regular, pero solo la función  $K$  detecta eficientemente el tamaño de los agregados y las distancias de inhibición. Los picos secundarios en la función  $K$  para los patrones agregados probablemente corresponden a las distancias entre grupos cercanos (Fig. 2). La técnica del vecino más próximo solo es eficiente para detectar distancias de inhibición en los patrones regulares. Las funciones de distribución obtenidas mediante SADIE sólo permiten distinguir el tipo de patrón, no estimar su rango espacial (Fig. 2). Los índices globales obtenidos para los análisis univariantes del patrón de puntos mediante el programa SADIE muestran gran eficiencia para la detección del tipo de patrón espacial (Tabla 3). En el patrón aleatorio las distancias a la regularidad observada y esperada no difieren significativamente. En los patrones agregados, las distancias observadas a la regularidad son significativamente ( $P_p < 0,010$ ) mayores que las esperadas. En los patrones regulares, las distancias observadas a la regularidad son significativamente ( $P_p \geq 0,990$ ) menores que las esperadas.

Los análisis univariantes de los patrones de puntos reales muestran también diferencias entre los resulta-



**Figura 2.** Análisis univariantes de los patrones simulados mediante distancia al vecino más próximo,  $K$  de Ripley y SADIE. Se muestran las funciones de distribución empíricas (líneas gruesas) junto con los intervalos de confianza ( $P < 0,05$ ) para la hipótesis de aleatoriedad espacial (líneas discontinuas).



**Tabla 3.** Resultados de los análisis del patrón de puntos mediante el programa SADIE

Patrón	$N$	$D$	$E_p$	$I_p$	$P_p$
Aleat500	500	1.643,42	1.630,19	1,01	0,410
Agreg3m	500	6.096,09	1.630,19	3,74	<0,010
Agreg5m	500	12.070,48	1.630,19	7,40	<0,010
Agreg10m	500	11.254,12	1.630,19	6,90	<0,010
Regul2m	500	1.343,70	1.630,19	0,82	0,990
Regul4m	426	650,06	1.533,71	0,42	>0,990
Regul6m	199	562,33	1.091,97	0,51	>0,990
FasyBrinzal	118	1.510,09	449,99	3,35	<0,010
FasyJoven	117	1.790,39	450,58	3,97	<0,010
FasyMaduro	36	266,27	229,63	1,16	0,110
PiunPlantula	362	2.290,47	625,60	3,66	<0,010
PiunAdulto	35	182,98	186,22	0,98	0,500

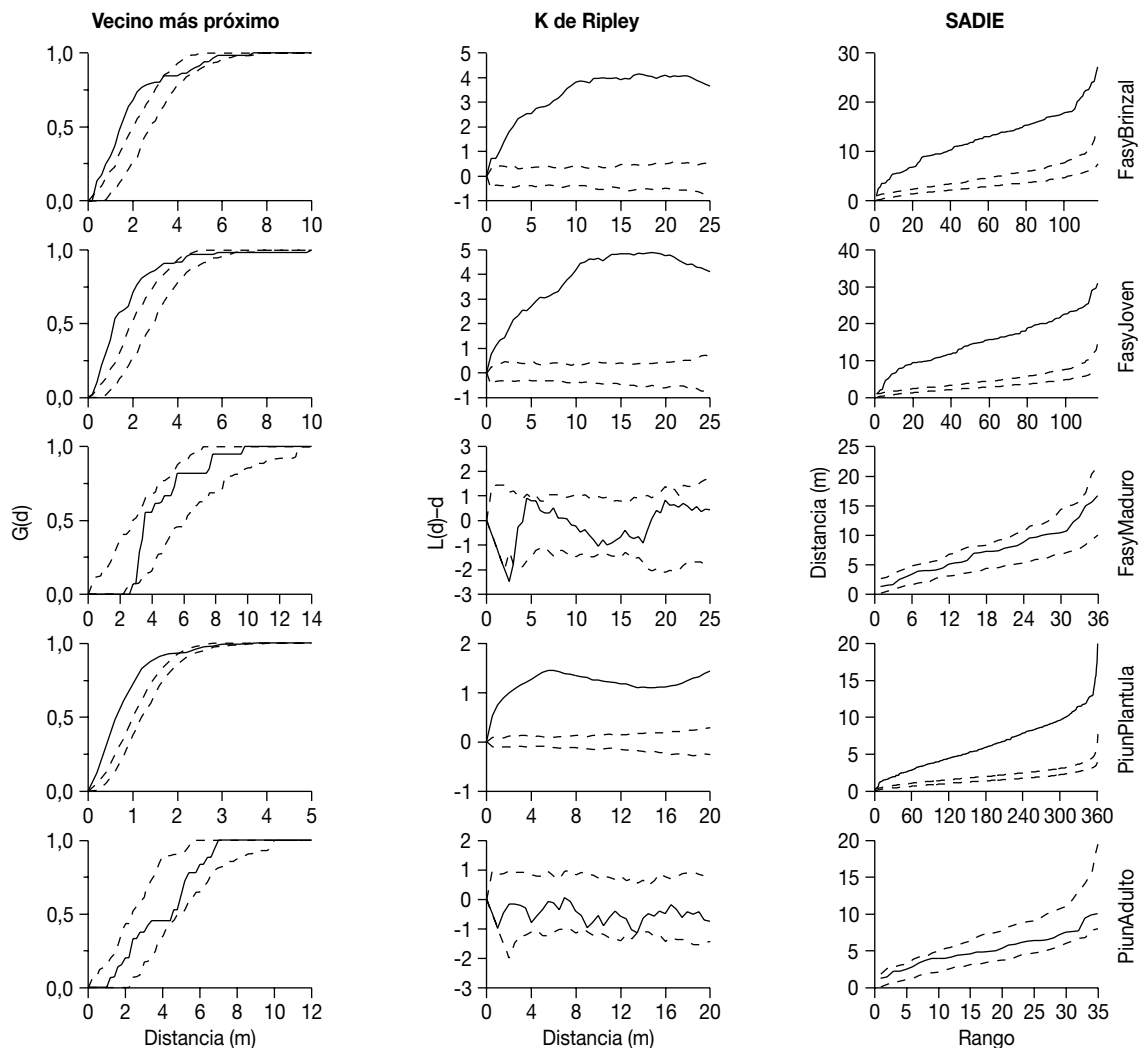
$N$ : número de puntos del patrón.  $D$ : distancia a la regularidad del patrón original.  $E_p$ : distancia media a la regularidad de los patrones simulados.  $I_p$ : índice de agregación =  $D/E_p$ .  $P_p$ : probabilidad de agregación igual a una distribución aleatoria de puntos.

dos obtenidos mediante las distintas técnicas de análisis (Fig. 3). Todos los métodos indican un patrón en agregados para FasyBrinzal, FasyJoven y PiunPlantula, y un patrón aleatorio para FasyMaduro y PiunAdulto. La función  $K$  y SADIE muestran una gran intensidad de agregación para FasyBrinzal, FasyJoven y PiunPlantula (Fig. 3). El análisis de la distancia al vecino más próximo y la función  $K$  muestran un patrón regular para FasyMaduro a una distancia de 2,5 m, mientras que el patrón PiunAdulto es aleatorio para todo el rango de distancias analizado. Según el análisis de la distancia al vecino más próximo, existiría agregación en PiunPlantula para una distancia de hasta 2 m, y en FasyBrinzal y FasyJoven hasta 3 y 3,8 m, respectivamente (Fig. 3). Según la función  $K$ , los agregados tanto de FasyBrinzal como de FasyJoven tendrían un tamaño de entre 10 y 22 m de radio, mientras que la máxima agregación para PiunPlantula se produciría a 6 m (Fig. 3). En el caso de los patrones reales, FasyBrinzal, FasyJoven y PiunPlantula muestran un patrón agregado ( $P_p < 0,010$ ), con distancias a la regularidad mayores que lo esperado (Tabla 3). Sin embargo, FasyMaduro y PiunAdulto muestran un patrón aleatorio, con una distancia a la regularidad similar a la esperada.

Los resultados obtenidos muestran la superioridad de la función  $K$  de Ripley frente a los métodos de análisis del vecino más próximo y SADIE para el análisis univariante del patrón de puntos. La diferencia entre los resultados obtenidos mediante el análisis del vecino más próximo y la función  $K$  deriva de la escala espacial de las distancias que analiza cada método. El

análisis del vecino más próximo es útil para procesos con efecto a pequeña escala espacial, en general entre 5 y 15 m, por lo que permite detectar distancias de inhibición entre puntos vecinos pero no permite detectar las distancias entre agregados, ya que el vecino más próximo de cualquier punto formará parte del mismo agregado, no de agregados adyacentes. Sin embargo, la función  $K$  permite analizar el patrón tanto a pequeña como a gran escala espacial, incluidas las distancias entre agregados, ya que se fundamenta en el análisis de las distancias entre cada punto y todos los demás puntos del patrón. Por otra parte, SADIE no aportó información alguna sobre el rango del patrón, únicamente permitió determinar el tipo de patrón y su significación global.

La función  $K$  es sensible a la falta de homogeneidad y a la anisotropía, proporcionando funciones de distribución sesgadas cuando estos requisitos no se cumplen, aunque es perfectamente interpretable para procesos heterogéneos debido a que está definida en términos de aleatoriedad (Dixon, 2002b). La técnica SADIE es considerablemente más robusta frente a la falta de homogeneidad que la función  $K$  ya que se fundamenta en el cálculo de la distancia a la regularidad (Perry, 1995; Dale *et al.*, 2002). En contraprestación, SADIE es mucho menos eficiente para la descripción del patrón. Otra limitación de SADIE es que magnifica la intensidad de la agregación cuando los agregados tienden a encontrarse próximos al borde del área de estudio (Xu y Madden, 2003). Este sesgo característico de SADIE debe ser tenido en cuenta a la hora de interpretar los resultados obtenidos con este pro-



**Figura 3.** Análisis univariantes de los patrones reales mediante distancia al vecino más próximo,  $K$  de Ripley y SADIE. Formato e interpretación como en la Fig. 2.

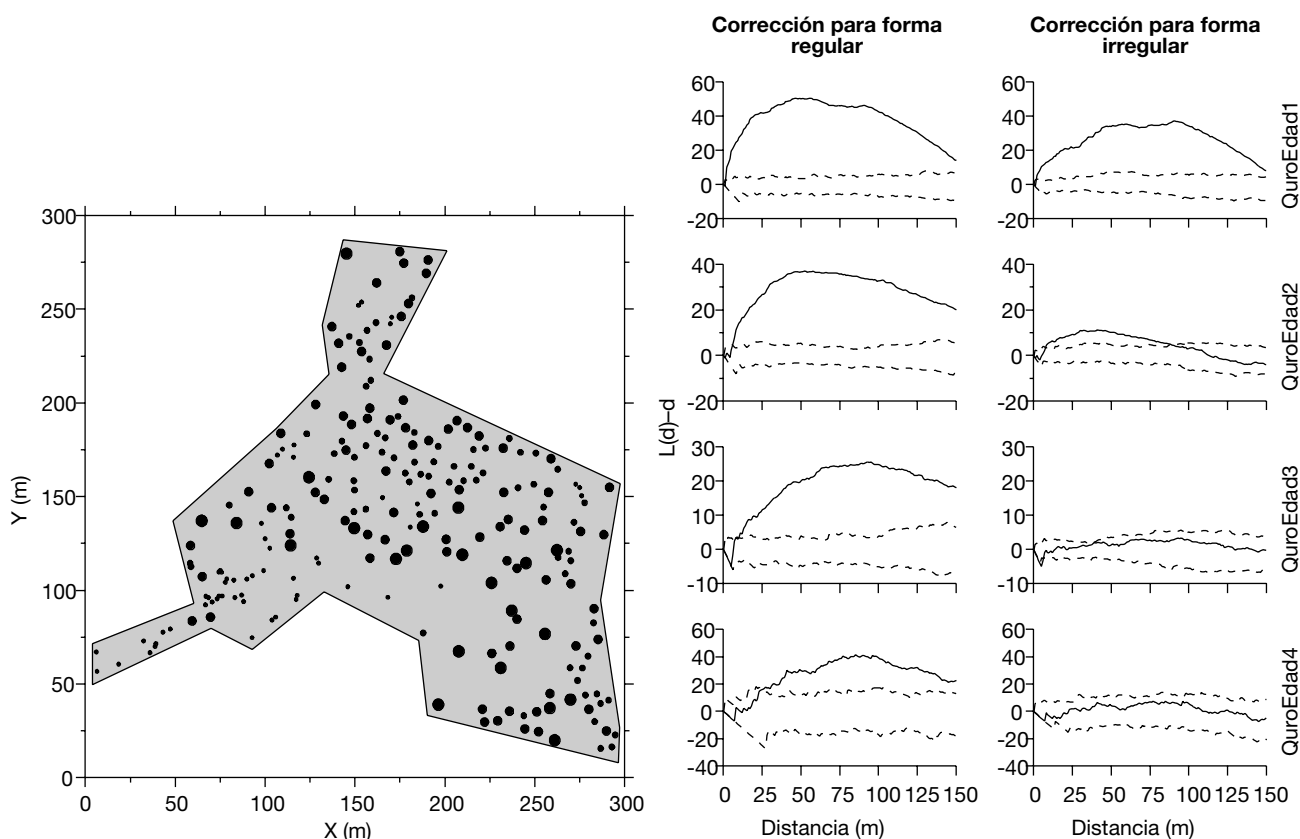
grama. A la luz de los resultados obtenidos, se recomienda la utilización de la función  $K$  de Ripley para el análisis del patrón univariante en ecología forestal, ya que es el método que recupera mayor cantidad de información referente al patrón de puntos.

### Análisis univariantes en una parcela irregular

Los patrones correspondientes a la población de *Q. robur* en la localidad de Tragamón, Asturias, se incluyen en una parcela de estudio de forma irregular inscrita en un área de  $300 \times 300$  m (Tabla 2, Fig. 4). Mediante el programa ADE-4 (Tabla 1) se analizaron los patrones univariantes de los mapas de puntos corres-

pondientes a dichos patrones mediante la función  $K$  de Ripley, realizando la corrección del efecto de borde tanto para una parcela con forma regular ( $300 \times 300$  m) como para una parcela con forma irregular (área sombreada en la Fig. 4). Cuando se efectuó la corrección para forma regular, todos los patrones analizados mostraron agregación ( $P < 0,05$ ) a diferentes escalas espaciales (Fig. 4). Sin embargo, cuando se efectuó la corrección para forma irregular, el patrón QuoroEdad1 presentó agregación ( $P < 0,05$ ) desde 2 m, QuoroEdad2 mostró agregación desde 8 hasta 87 m, QuoroEdad3 mostró un patrón regular solo desde 5 hasta 6 m, y QuoroEdad4 presentó un patrón aleatorio para todo el rango de distancias analizado (Fig. 4).

Una solución efectiva para el análisis de patrones heterogéneos es la utilización de técnicas que permi-



**Figura 4.** Mapa de puntos correspondiente a los patrones de *Quercus robur* en Tragamón, Asturias (el tamaño de los puntos indica las diferentes clases de edad reconocidas). Se muestran las áreas consideradas para el análisis del patrón efectuando la corrección del efecto de borde para una parcela con forma regular ( $300 \times 300$  m) y con forma irregular (área sombreada). Análisis univariantes de los patrones de *Quercus robur* en Tragamón mediante la función  $K$  de Ripley, efectuando la corrección del efecto de borde para una parcela con forma regular y con forma irregular. Formato e interpretación como en la Fig. 2.

ten la detección y delimitación de subregiones del área de estudio con un patrón homogéneo y el análisis del patrón dentro de estas subregiones (Pélissier y Goreaud, 2001). El gran sesgo observado cuando analizamos un patrón heterogéneo mediante la función  $K$ , como es el caso de los patrones de *Q. robur* en Tragamón (Fig. 4), puede ser corregido de forma efectiva mediante esta técnica, delimitando una subregión poligonal (Goreaud y Pélissier, 1999; Pélissier y Goreaud, 2001). Los resultados obtenidos en Tragamón ilustran el método de corrección del sesgo debido a la heterogeneidad del patrón, en este caso debido a la existencia de un área de estudio con bordes irregulares que implica una densidad nula de puntos en determinadas regiones del plano.

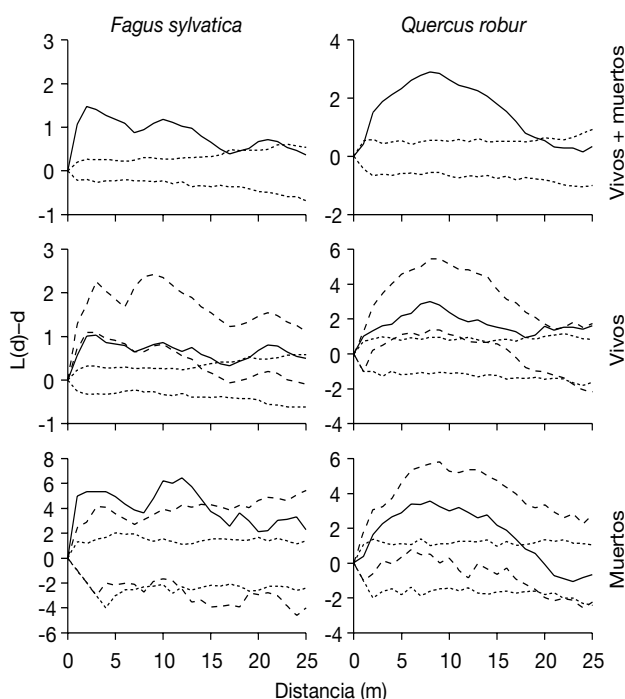
Otro programa que incluye la opción de detectar y delimitar áreas con un patrón homogéneo, y realizar el análisis  $K$  en parcelas irregulares es «Programita» (Wiegand *et al.*, 1999; Wiegand y Moloney, 2004) (Tabla 1). Este programa, además de estimar la función  $K$

efectúa el análisis de la función  $O$ , alternativa a la  $K$  que no realiza el recuento de puntos vecinos dentro de círculos, sino de anillos situados a intervalos de distancia regulares. Por tanto,  $O$  no es una función acumulativa, sino que cada rango de distancia muestra un valor del estadístico independiente del valor alcanzado para rangos de distancia menores. La función  $O$  es preferible a  $K$  cuando comprobamos hipótesis relativas a los efectos locales de la densidad. Sin embargo,  $O$  muestra resultados sesgados para patrones con pocos puntos, ya que no es una función acumulativa. Para una detallada exposición de las ventajas y limitaciones de uno y otro método, véase Wiegand y Moloney (2004).

### Análisis del patrón espacial de la mortalidad

Se analizaron los patrones de mortalidad de *F. sylvatica* y *Q. robur* en una parcela de bosque en Caviedes,

Cantabria. Los mapas de puntos corresponden a FasyVivos, FasyMuertos, QuroVivos y QuroMuertos (Tabla 2). Los individuos de *F. sylvatica* «vivos + muertos» mostraron un patrón en agregados desde 0 hasta 16 m y desde 19 hasta 22 m, lo cual indica la existencia de grupos dentro de agregados de tamaño mayor (Fig. 5). El patrón FasyVivos presentó agregación desde 0 hasta 15 m y desde 20 hasta 23 m, y mostró un patrón más regular que lo esperado bajo mortalidad aleatoria desde 0 hasta 7 m. El patrón FasyMuertos mostró agregación para todo el rango de distancias analizado, y presentó un patrón más agregado que lo esperado bajo mortalidad aleatoria para distancias desde 0 hasta 14 m. Los individuos de *Q. robur* «vivos + muertos» mostraron un patrón en agregados desde 2 hasta 19 m (Fig. 5). El patrón QuroVivos presentó agregación desde 0 hasta 25 m y no difirió de lo esperado bajo mortalidad aleatoria para todo el rango de distancias analizado. El patrón QuroMuertos presentó agregación desde 2 a 17 m, y tampoco difirió de lo esperado bajo mortalidad aleatoria para todo el rango de distancias estudiado.



**Figura 5.** Análisis espacial de la mortalidad de *Fagus sylvatica* y *Quercus robur* mediante la función  $K$  de Ripley univariante. Se muestran las funciones de distribución empíricas (líneas gruesas) junto con los intervalos de confianza ( $P < 0,05$ ) para las hipótesis de aleatoriedad espacial (líneas de puntos) y de mortalidad aleatoria (líneas discontinuas).

## Análisis de patrones bivariantes

### Extensión de los métodos para el análisis bivariente

Es posible realizar análisis bivariantes mediante el método refinado de distancia al vecino más próximo, para contrastar la hipótesis de distribución espacial independiente entre dos series de puntos. El método de Hamill y Wright es una variación del análisis bivariente de la distancia al vecino más próximo para analizar la distribución relativa entre los juveniles y adultos de una misma especie de plantas (Hamill y Wright, 1986; Gibson y Menges, 1994). Este método puede ser también utilizado para estudiar la interacción espacial entre dos series de puntos cualesquiera (Busing, 1996; Arévalo y Fernández-Palacios, 2003). Bajo la hipótesis de aleatoriedad, la función de distribución acumulada de las distancias de los juveniles a sus adultos más próximos bajo la hipótesis de independencia es:

$$F(d) = \frac{1}{A} \int_{x=0}^{x_{\max}} \int_{y=0}^{y_{\max}} I(d) \, dy \, dx \quad [5]$$

donde  $A$  es el área total y  $I(d)$  es la función indicador:

$$I(d) = \begin{cases} 1 & \text{si } \text{Min} \left\{ \sqrt{(x-a_i)^2 + (y-b_i)^2} : i=1,2,\dots,n \right\} \leq d \\ 0 & \text{en caso contrario} \end{cases} \quad [6]$$

siendo  $a_i$  y  $b_i$  las coordenadas del  $i$ -ésimo adulto, con un total de  $n$  adultos. El estadístico  $F(d)$  computa el área de la parcela de muestreo dentro de la cual todos los juveniles se encuentran a una distancia menor que o igual a cada distancia  $d$  desde el adulto más próximo. La hipótesis nula de que los juveniles están localizados de forma independiente de los adultos puede ser comprobada mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov, el cual compara la máxima diferencia entre las distribuciones observada y nula con un valor crítico basado en el número de juveniles existentes en la muestra. Sin embargo, en los cálculos realizados con el programa «NN» (Tabla 1), la hipótesis de independencia fue contrastada mediante 100 simulaciones de Monte Carlo. Cuando el número de distancias de juveniles a su adulto más próximo es mayor que lo esperado bajo la hipótesis de independencia, existirá una atracción espacial entre juveniles y adultos, mientras que si es menor habrá una repulsión espacial.

La interacción espacial entre dos series de puntos puede también analizarse con la extensión bivariente de la función  $K(d)$  de Ripley, la cual indica el tipo, intensidad

y rango del patrón espacial bivalente que presentan dos series de puntos (Lotwick y Silverman, 1982). Esta función  $K_{12}(d)$  realiza el cómputo del número de puntos de tipo 2 que se encuentran a una distancia menor o igual que  $d$  respecto de cada punto de tipo 1,

$$K_{12}(d) = n_1^{-1} n_2^{-1} A \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} w_{ij}^{-1} I_{ij}(d) \quad [7]$$

donde  $n_1$  y  $n_2$  son el número de puntos de tipo 1 y tipo 2, respectivamente, el resto como en la ecuación [3]. Las especificaciones del cálculo y la corrección del efecto de borde son los mismos que para el análisis univariante. La hipótesis de independencia espacial entre ambas series de puntos es comprobada mediante simulación de Monte Carlo de traslaciones toroidales aleatorias de los puntos tipo 2 (Upton y Fingleton, 1985). En este trabajo, el análisis bivalente de 100 simulaciones proporcionó un intervalo de confianza del 95 % para la hipótesis de independencia espacial a partir de los valores máximo y mínimo de  $K_{12}(d)$  simulados para cada distancia  $d$ .

Como en el caso univariante, los resultados pueden ser convertidos en la función

$$\hat{L}_{12}(d) = \sqrt{\hat{K}_{12}(d) / \pi} \quad [8]$$

y la interpretación es realizada representando gráficamente  $\hat{L}_{12}(d)-d$  frente a  $d$ . Cuando  $\hat{L}_{12}(d)-d$  es significativamente mayor que cero existe atracción espacial entre ambas series de puntos y cuando es significativamente menor que cero existe repulsión. La función  $K$  de Ripley bivalente ha sido utilizada en ecología forestal para estudiar el papel de la segregación espacial en la coexistencia de especies (Duncan, 1993; Nanami *et al.*, 1999; Rogers, 1999), la atracción espacial entre especies en los procesos de facilitación o sustitución de especies (Busing, 1996; Haase *et al.*, 1996; McDonald *et al.*, 2003), y los patrones de establecimiento post-incendio (Kuuluvainen y Rouvinen, 2000; Park, 2003).

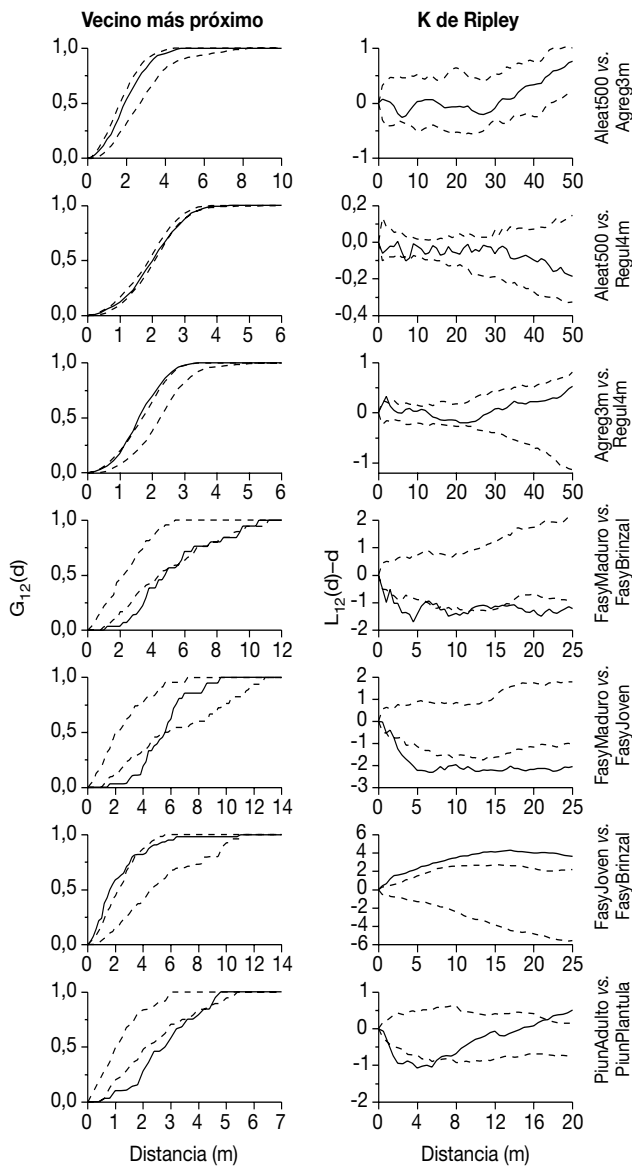
Se ha desarrollado un método para el análisis de la asociación espacial entre dos series de puntos en unidades de muestreo espacialmente referenciadas, mediante la técnica SADIE, el cual consiste en el cálculo de la similitud entre los índices de agregación de ambas series (Perry y Dixon, 2002). Para cada unidad se calcula una medida de similitud o índice local de asociación  $\chi_p$ , el cual indica la medida en que cada unidad contribuye a la asociación global entre ambas series. El valor medio  $\bar{X}$  de todos los índices locales de

asociación equivale al coeficiente de correlación entre los índices de agregación de ambas series. Mediante aleatorización se obtiene un valor de probabilidad  $P$  para la hipótesis de independencia espacial. Para valores de  $P < 0,025$  ambas series estarían significativamente asociadas, mientras que para valores de  $P > 0,975$  ambas series estarían significativamente disociadas. En este trabajo se analizaron las interacciones entre series de puntos a partir de datos de recuento de puntos en unidades de superficie de  $10 \times 10$  m, en el caso de los patrones simulados, y de  $5 \times 5$  m, en el caso de los patrones reales. Estos datos fueron obtenidos mediante el programa PASSAGE (Tabla 1) a partir de los mapas de puntos.

## Resultados de los análisis bivariantes e interpretación

Las técnicas de la distancia al vecino más próximo y la función  $K$  de Ripley indicaron la ausencia de interacción entre los patrones Aleat500 y Agreg3m (Fig. 6). Los análisis bivariantes para los patrones Aleat500 y Regul4m mostraron repulsión espacial significativa puntualmente tanto con la distancia al vecino más próximo como con la  $K$  de Ripley. En el caso de los patrones Agreg3m y Regul4m, tanto el análisis de la distancia al vecino más próximo como la función  $K$  mostraron atracción significativa también puntualmente.

Los análisis bivariantes de los patrones de puntos reales indicaron una clara repulsión espacial entre FasyBrinzal y FasyMaduro, para distancias de 1,4-5,6 m y de 9-9,4 m según el análisis de la distancia al vecino más próximo, y para distancias de 1 m, 2-6 m, 8-11,5 m y 16,5-25 m según la función  $K$  de Ripley (Fig. 6). En el caso de los patrones FasyJoven y FasyMaduro también se produjo repulsión espacial para distancias de 1,2-5,4 m según el vecino más próximo y de 2,5-25 m según la función  $K$ . Para los patrones FasyBrinzal y FasyJoven se detectó atracción espacial para distancias de 0,4-3,4 m según el vecino más próximo y para todo el rango de distancias analizado según la función  $K$ . Finalmente, el análisis de la distancia al vecino más próximo mostró que los patrones PiunPlantula y PiunAdulto presentaron repulsión para distancias desde 0,8 a 4,4 m, mientras que la función  $K$  de Ripley indicó que estos patrones muestran repulsión significativa desde 1,5 a 6 m y atracción significativa desde 17,5 a 20 m (Fig. 6).



**Figura 6.** Análisis bivariantes mediante distancia al vecino más próximo y *K* de Ripley. Se muestran las funciones de distribución empíricas (líneas gruesas) junto con los intervalos de confianza ( $P < 0,05$ ) para la hipótesis de independencia espacial (líneas discontinuas).

Los resultados proporcionados por el programa SADIE muestran independencia espacial entre todos los patrones simulados entre sí, con valores del índice medio de asociación no significativamente diferentes de cero (Tabla 4). Estos resultados indican que no existe una correlación significativa entre los índices de agregación locales de ninguno de estos patrones. En cuanto a los patrones reales, SADIE muestra una clara disociación entre FasyMaduro y los patrones FasyBrinzal y FasyJoven así como entre PiunAdulto y PiunPlantula-

**Tabla 4.** Resultados de los análisis bivariantes del recuento de puntos mediante el programa SADIE

Patrón 1	Patrón 2	N	X	P
Aleat500	Agreg3m	100	-0,071	0,762
Aleat500	Regul4m	100	0,110	0,089
Agreg3m	Regul4m	100	0,000	0,574
FasyMaduro	FasyBrinzal	120	-0,289	> 0,990
FasyMaduro	FasyJoven	120	-0,316	> 0,990
FasyJoven	FasyBrinzal	120	0,478	< 0,010
PiunAdulto	PiunPlantula	80	-0,371	> 0,990

N: número de unidades de muestreo en la superficie de la parcela. X: índice global de asociación. P: probabilidad del índice global de asociación.

la, con valores del índice medio de asociación significativamente ( $P > 0,990$ ) negativos (Tabla 4). Estos resultados indican una correlación negativa entre los índices locales de agregación de estos pares de patrones. Por el contrario, SADIE mostró una asociación entre los patrones FasyJoven y FasyBrinzal, con un índice medio de asociación significativamente ( $P < 0,010$ ) positivo.

La obtención de interacciones puntuales entre algunos de los patrones simulados mediante los análisis de la distancia al vecino más próximo y la función *K* de Ripley, indica que incluso en el caso de procesos independientes es posible obtener resultados significativos únicamente por azar. Esta indicación ha sido manifestada previamente (Goreaud y Pélissier, 2003), además de la necesidad de distinguir entre hipótesis relativas a la independencia espacial entre dos series de puntos y las relativas a la clasificación aleatoria de los puntos en una u otra serie. En general, si ambos patrones fueron creados por el mismo proceso, la hipótesis de clasificación aleatoria sería la más apropiada, mientras que si los patrones fueron creados por procesos diferentes, entonces la hipótesis de independencia sería más apropiada (Dixon, 2002b; Goreaud y Pélissier, 2003).

Existen diversos modelos nulos alternativos para la comprobación de hipótesis relativas a la interacción espacial entre dos series de puntos, cada uno con su propio método para la comprobación de la hipótesis nula. Estos modelos nulos pueden ser contrastados mediante diversas técnicas de análisis, pero son los estadísticos de segundo orden, como la función *K* de Ripley o la función *O*, los más apropiados para la comprobación de modelos nulos relativos a la interacción espacial entre dos series de puntos (Dixon, 2002b; Wiegand y Moloney, 2004). En nuestros análisis bivarian-

tes sobre los patrones simulados, el modelo nulo ha sido el de independencia, lo cual es correcto ya que los patrones simulados han sido generados por procesos independientes. En los patrones reales se ha utilizado el mismo modelo nulo, a pesar de que habría sido más correcto simular el patrón de las plántulas mediante un proceso de Neyman-Scott, ya que la distribución de las plántulas o los juveniles no es independiente del patrón de los adultos. Esta confusión se produce frecuentemente en la literatura, por lo que en muchos casos el tipo de análisis efectuado no guarda conexión con la hipótesis nula que se pretende comprobar.

### Interpretación ecológica de los resultados

El primer paso crítico en el proceso de análisis del patrón de puntos es el planteamiento de una hipótesis nula acorde con el proceso ecológico que nos interesa estudiar (Wiegand y Moloney, 2004). El segundo paso consiste en la selección de un método estadístico apropiado para la comprobación de la hipótesis nula planteada (Perry *et al.*, 2002; Goreaud y Pélissier, 2003). El tercer paso crucial es la interpretación de los resultados obtenidos a la luz de la información disponible en la literatura científica referente al proceso estudiado. En los patrones reales analizados encontramos algunos ejemplos de procesos bien representados en la literatura sobre ecología forestal.

En el caso de *F. sylvatica* en Caviedes, observamos patrones espaciales univariantes en agregados para los brinzales y los árboles jóvenes, y un patrón aleatorio para los individuos maduros (Fig. 3). Los ejemplos de patrones en agregados de los individuos juveniles o no dominantes, y aleatorios de los maduros o dominantes, son abundantes en la bibliografía (Stewart y Rose, 1990; Lusk y Ogden, 1992; Duncan, 1993; Ward *et al.*, 1996; Chen y Bradshaw, 1999; Mast y Veblen, 1999). Estos son patrones característicos de especies que se establecen en huecos del dosel, en los cuales los procesos de mortalidad dependiente de la densidad transforman el patrón inicial en agregados en un patrón final aleatorio, o incluso regular para ciertos rangos de distancia (Ward *et al.*, 1996; Aldrich *et al.*, 2003).

Los patrones bivariantes de *F. sylvatica* indicaron repulsión espacial de brinzales y árboles jóvenes respecto de los árboles maduros, para un amplio rango de escalas espaciales, pero atracción espacial entre brinzales y árboles jóvenes (Fig. 6). Estas interacciones confirman la interpretación anterior, y aportan el nuevo ma-

tiz de la asociación entre brinzales y árboles jóvenes, indicando que ambos grupos forman parte de la misma cohorte, por lo que comparten el mismo nicho de regeneración, solo que los brinzales son individuos menos desarrollados, con una menor tasa de crecimiento que los árboles jóvenes. De hecho, *F. sylvatica* en este bosque es una especie capaz de establecerse en todo tipo de ambientes. La existencia de un dosel de árboles maduros de su propia especie es el único factor que limita su regeneración, provocando la mortalidad de las plántulas durante los años siguientes a su germinación, por lo que los juveniles supervivientes muestran una clara segregación espacial respecto de los adultos (Rozas, 2003). Este patrón de regeneración, reflejado en los patrones espaciales uni- y bivariantes, es similar al modelo de regeneración en «*parches evitando a los adultos*» de Hamill y Wright (1986).

En el caso de *P. uncinata* en Vinuesa, los patrones univariantes de plántulas y adultos son en agregados y aleatorio, respectivamente, y los patrones bivariantes muestran repulsión a pequeña escala (Figs. 3 y 6), los cuales se asemejan a los observados en otras coníferas (Leemans, 1991; Taylor *et al.*, 1996; Moer, 1997; Kuuluvainen y Rouvinen, 2000). En este caso la segregación espacial a pequeña escala entre ambos grupos podría ser también una consecuencia de la mortalidad diferencial de las plántulas situadas bajo las copas de los adultos por efecto del sombreado. *P. uncinata* es una especie colonizadora, pionera y heliófila. Además, la población de *P. uncinata* estudiada en Castillo de Vinuesa se encuentra en fase de expansión, por lo que las abundantes plántulas están actualmente colonizando todo el espacio disponible excepto bajo la copa de los adultos.

Otros procesos podrían igualmente explicar el patrón espacial descrito. Por ejemplo, los patrones de puntos observados guardan gran semejanza con el modelo de «*dispersión más un depredador de semillas o plántulas*» de Hamill y Wright (1986). En este modelo, las semillas se dispersan más cerca que lejos de los adultos, resultando en un patrón en agregados de las plántulas. Un depredador de semillas o plántulas eliminaría más probablemente a los juveniles más próximos a los adultos, lo cual implicaría la existencia de repulsión entre plántulas y adultos a pequeña escala y atracción a gran escala (Hamill y Wright, 1986). Otro tipo de perturbación como el fuego parece tener un efecto análogo al del depredador, como se ha evidenciado en especies de *Pinus* que acumulan gran cantidad de necromasa (acículas, conos y restos leñosos)

bajo su copa. La combustión es más intensa cerca de los adultos, lo que elimina las plántulas próximas creando una repulsión entre ambos, pero el efecto de la dispersión de semillas mantiene una asociación entre plántulas y adultos a mayor escala espacial (Park, 2003). Sin embargo, en la parcela de Vinuesa no se encontraron restos de carbones o cicatrices en los troncos que indiquen la existencia de incendios pasados.

Los patrones de *Q. robur* en Tragamón, según la función  $K$  de Ripley, mostraron un evidente sesgo hacia un patrón más intensamente agregado que el real, cuando el efecto de borde se corrigió para una parcela con forma regular (Fig. 4). Cuando se aplicó la corrección para una parcela de forma irregular, se obtuvieron resultados interpretables ecológicamente. El patrón univariante en los árboles con edad inferior a 50 años fue en agregados para todo el rango de distancias, para la clase de edad de 200 a 300 años fue en agregados a escala espacial intermedia, mientras que para los árboles con una edad superior a 300 años el patrón fue aleatorio (Fig. 4). Esta sería la evolución lógica del patrón espacial al aumentar la edad de los individuos, pues el efecto acumulado de las perturbaciones, la competencia, el ataque de patógenos, y un componente de azar, produciría un cambio desde un patrón en agregados hasta un patrón próximo a la regularidad (Turner y Franz, 1985; Sterner *et al.*, 1986; Ward *et al.*, 1996; He *et al.*, 1997). Algunos trabajos han revelado que el patrón espacial final de los individuos maduros suele ser aleatorio, y que un patrón regular es excepcional en la naturaleza, observándose únicamente en ambientes muy estables en que apenas existen perturbaciones exógenas (Lepš y Kindlmann, 1987; Szwagrzyk y Czerwczak, 1993; Mast y Veblen, 1999; Antos y Parish, 2002).

El ejemplo de la mortalidad en poblaciones de *F. sylvatica* y *Q. robur* en Caviedes, también proporcionó resultados explicables según la teoría ecológica. El modelo de mortalidad aleatoria fue propuesto originalmente para la comprobación de la hipótesis de Connell-Janzen, la cual afirma que la mortalidad de los árboles tiene como consecuencia una distribución relativamente regular en los árboles adultos supervivientes (Sterner *et al.*, 1986; Chapin *et al.*, 1989). Este modelo se comprobó explícitamente poco tiempo después, utilizando el análisis de la distancia al vecino más próximo y la función  $K$  de Ripley (Kenkel, 1988). Los resultados obtenidos para *F. sylvatica* son los esperados para un proceso de competencia intraespecífica, en el cual el patrón de los individuos su-

pervivientes sería más regular que lo predicho por el modelo de mortalidad aleatoria, mientras que los individuos muertos mostrarían un patrón más agregado que lo esperado (Kenkel, 1988; Duncan, 1991; He y Duncan, 2000). En contraste, *Q. robur* muestra unos patrones espaciales de individuos vivos y muertos que se ajustan perfectamente a lo predicho por el modelo de mortalidad aleatoria. Este resultado sugiere que la competencia no tiene un efecto significativo sobre la mortalidad de *Q. robur*, sino que probablemente la mortalidad de esta especie estaría condicionada por otros factores (patógenos, defoliadores, sequías severas, etc.).

En general, la competencia intraespecífica origina en los individuos supervivientes un patrón más regular que lo esperado según la hipótesis de mortalidad aleatoria, y un patrón más agregado que lo esperado en los individuos muertos (Kenkel, 1988; Duncan, 1991). Por el contrario, la competencia interespecífica produce un patrón más agregado que lo esperado en los individuos supervivientes (He y Duncan, 2000). Este mismo efecto tienen los incendios reiterados, pues causan un aumento en la intensidad de agregación de los árboles supervivientes (Rebertus *et al.*, 1989; Park, 2003), los cuales se localizan agrupados en las áreas donde la acumulación de biomasa no es tan acusada (zonas rocosas, con poca vegetación herbácea y de matorral). El modelo de mortalidad aleatoria es uno más de entre un conjunto de modelos nulos relativos a los patrones de puntos, alternativos al modelo de distribución aleatoria, los cuales pueden ser generados para la comprobación de hipótesis de muy diversa naturaleza en ecología forestal (Diggle, 1983; Cressie, 1993; Kenkel, 1993; Batista y Maguire, 1998; Dixon, 2002b; Wiegand y Moloney, 2004).

## Conclusiones

Los resultados presentados muestran la superioridad de la función  $K$  de Ripley frente a los métodos de análisis del vecino más próximo y SADIE para el análisis univariante del patrón de puntos. El análisis del vecino más próximo es útil para procesos con efecto a pequeña escala espacial, como son los procesos de inhibición que causan patrones regulares. En el caso de análisis bivariantes, incluso cuando ambos procesos son independientes es posible obtener resultados significativos únicamente por azar, mediante los análisis de la distancia al vecino más próximo y la función  $K$  de Ripley. Es-



te resultado enfatiza la importancia de definir adecuadamente los modelos nulos para la comprobación de hipótesis relativas a la interacción espacial entre dos series de puntos. La descripción estadística del patrón espacial usando las diversas técnicas presentadas permite inferir los procesos ecológicos que dieron lugar a dicho patrón. Sin embargo, el investigador debe siempre tener presente que un mismo patrón puede ser el resultado de procesos diferentes. Por tanto, conviene efectuar análisis complementarios, de tipo descriptivo, analítico o inferencial, que permitan interpretar correctamente los resultados y matizar con mayor precisión en qué medida el patrón observado es consecuencia de un determinado proceso ecológico.

## Agradecimientos

El contenido de este artículo deriva del «Curso sobre técnicas de análisis espacial aplicadas en ecología forestal», impartido por los autores en el Centro de Ciencias Medioambientales (CSIC, Madrid), dentro del ciclo de seminarios organizados por la Red Temática GLOBIMED (<http://www.globimed.net>). Agradecemos a dicha red haber hecho posible la realización de este curso, así como a los asistentes y colaboradores del mismo por su activa participación. JJC realizó este trabajo gracias a un contrato postdoctoral INIA-Gobierno de Aragón. El muestreo de la parcela de Vinuesa fue posible gracias a los proyectos AMB95-0160 de la CICyT y FORMAT de la UE, coordinados por la Dra. E. Gutiérrez Merino (Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona). El muestreo de la parcela de Tragamón fue financiado por la Consejería de Medio Ambiente del Principado de Asturias (SV-PA-00-01).

## Referencias bibliográficas

- ALDRICH P.R., PARKER G.R., WARD J.S., MICHLER C.H., 2003. Spatial dispersion of trees in an old-growth temperate hardwood forest over 60 years of succession. *For Ecol Manage* 180, 475-491.
- ANTOS J.A., PARISH R., 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia* 130, 126-135.
- ARÉVALO J.R., FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M., 2003. Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecol* 165, 1-10.
- BAILEY T.C., GATRELL A.C., 1995. Interactive spatial data analysis. Longman, Essex.
- BATISTA J.L.F., MAGUIRE D.A., 1998. Modeling the spatial structure of tropical forests. *For Ecol Manage* 110, 293-314.
- BESAG J., 1977. Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *J R Statist Soc B* 39, 193-195.
- BESAG J., CLIFFORD P., 1989. Generalized Monte Carlo significance tests. *Biometrika* 76, 633-642.
- BESAG J., DIGGLE P.J., 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Appl Stat* 26, 327-333.
- BOOSE E.R., BOOSE E.F., LEZBERG A.L., 1998. A practical method for mapping trees using distance measurements. *Ecology* 79, 819-827.
- BUNYAVEJCHEWIN S., LAFRANKIE J.V., BAKER P.J., KANZAKI M., ASHTON P.S., YAMAKURA T., 2003. Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand. *For Ecol Manage* 175, 87-101.
- BUSING R.T., 1996. Estimation of tree replacement patterns in an Appalachian *Picea-Abies* forest. *J Veg Sci* 7, 685-694.
- CAMARERO J.J., 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., FORTIN M.-J., 2000. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *For Ecol Manage* 14, 1-16.
- CLARK P.J., EVANS F.G., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35, 445-453.
- COLE R.G., SYMS C., 1999. Using spatial pattern analysis to distinguish causes of mortality: an example from kelp in north-eastern New Zealand. *J Ecol* 87, 963-972.
- CONDÉS S., MARTÍNEZ-MILLAN J., 1998. Comparación entre los índices de distribución espacial de árboles más usados en el ámbito forestal. *Invest Agr: Sist Recur For* 7, 173-187.
- CRESSIE N.A.C., 1993. Statistics for spatial data. Wiley, New York.
- CHAPIN F.S., MCGRAW J.B., SHAVER G.C., 1989. Competition causes regular spacing of alder in Alaskan shrub tundra. *Oecologia* 79, 412-416.
- CHEN J., BRADSHAW G.A., 1999. Forest structure in space: a case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *For Ecol Manage* 120, 219-233.
- CHOKKALINGAM U., WHITE A., 2001. Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine. *Plant Ecol* 156, 139-160.
- DALE M.R.T., 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- DALE M.R.T., DIXON P., FORTIN M.-J., LEGENDRE P., MYERS E.D., ROSENBERG M.S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25, 558-577.
- DALLING J.W., HUBBELL S.P., SILVERA K., 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *J Ecol* 86, 674-689.

- DIGGLE P.J., 1983. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. Academic Press, London.
- DIXON P.M., 2002a. Nearest neighbor methods. En: The encyclopedia of environmetrics. El-Shaarai A.H. y Piergorsch W.W., eds. Wiley, New York, pp. 1370-1383.
- DIXON P.M., 2002b. Ripley's *K* function. En: The encyclopedia of environmetrics. El-Shaarai A.H. y Piergorsch W.W., eds. Wiley, New York, pp. 1796-1803.
- DUNCAN R.P., 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *J Ecol* 79, 1073-1084.
- DUNCAN R.P., 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *J Ecol* 81, 403-416.
- DUNGAN J.L., PERRY J.N., DALE M.R.T. LEGENDRE P., CITRON-POUSTY S., FORTIN M.-J., JAKOMULSKA A., MIRITI M., ROSENBERG M.S., 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25, 626-640.
- FREEMAN E.A., FORD E.D., 2002. Effects of data quality on analysis of ecological pattern using the *K* statistical function. *Ecology* 83, 35-46.
- GETIS A., FRANKLIN J., 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68, 473-477.
- GIBSON D.J., MENGES E.S., 1994. Population structure and spatial pattern in the dioecious shrub *Ceratiola ericoides*. *J Veg Sci* 5, 337-346.
- GOREAUD F., PÉLISSIER R., 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's *K*-function. *J Veg Sci* 10, 433-438.
- GOREAUD F., PÉLISSIER R., 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype *K*<sub>12</sub>-function: population independence vs. random labelling hypotheses. *J Veg Sci* 14, 681-692.
- GREIG-SMITH P., 1964. Quantitative Plant Ecology. Butterworth & Co., London.
- HAASE P., 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: Introduction and methods of edge correction. *J Veg Sci* 6, 575-582.
- HAASE P., PUGNAIRE F.I., CLARK S.C., INCOLL L.D., 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *J Veg Sci* 7, 527-534.
- HAMILL D.N., WRIGHT S.J., 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology* 67, 952-957.
- HE F., DUNCAN R.P., 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *J Ecol* 88, 676-688.
- HE F., LEGENDRE P., LAFRANKIE J.V., 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *J Veg Sci* 8, 105-114.
- IWAO S., 1972. Application of the m-m\* method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res Popul Ecol* 14, 97-128.
- KENKEL N.C., 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69, 1017-1024.
- KENKEL N.C., 1993. Modeling Markovian dependence in populations of *Aralia nudicaulis*. *Ecology* 74, 1700-1706.
- KLEIJN D., STEINGER T., 2002. Contrasting effects of grazing and hay cutting on the spatial and genetic population structure of *Veratrum album*, an unpalatable, long-lived, clonal plant species. *J Ecol* 90, 360-370.
- KOTLIAR N., WIENS J., 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 69, 253-260.
- KRAHULEC F., AGNEW A.D.Q., AGNEW S., WILLEMS J.H., 1990. Spatial Processes in Plant Communities. SPB Academic Publishers, The Hague.
- KUULUVAINEN T., ROUVINEN S., 2000. Post-fire understorey regeneration in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories. *J Veg Sci* 11, 801-812.
- LEEMANS R., 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio* 93, 157-165.
- LEPŠ J., KINDLMANN P., 1987. Models of the development of spatial pattern of an even-aged plant population over time. *Ecol Model* 39, 45-57.
- LIEBHOLD A.M., GUREVITCH J., 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* 25, 553-557.
- LITTLE L.R., DALE M.R.T., 1999. A method for analysing spatio-temporal pattern in plant establishment, tested on a *Populus balsamifera* clone. *J Ecol* 87, 620-627.
- LIU C., 2001. A comparison of five distance-based methods for spatial pattern analysis. *J Veg Sci* 12, 411-416.
- LOTWICK H.W., SILVERMAN B.W., 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *J R Statist Soc B* 44, 406-413.
- LUSK C., OGDEN J., 1992. Age structure and dynamics of a podocarp-broadleaf forest in Tongariro National Park, New Zealand. *J Ecol* 80, 379-393.
- LUSK C.H., SMITH B., 1998. Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rain forest. *Ecology* 79, 795-806.
- MAESTRE F.T., CORTINA J., 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241, 279-291.
- MANABE T., YAMAMOTO S.-I., 1997. Spatial distribution of *Eurya japonica* in an old-growth evergreen broad-leaved forest, SW Japan. *J Veg Sci* 8, 761-772.
- MANABE T., NISHIMURA N., MIURA M., YAMAMOTO S., 2000. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecol* 151, 181-197.
- MANLY B.F.J., 1997. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology. 2<sup>nd</sup> edition. Chapman, London.
- MARRIOTT F.H.C., 1979. Barnard's Monte Carlo tests: how many simulations? *Appl Statist* 28, 75-77.
- MAST J.N., VELEN T.T., 1999. Tree spatial patterns and stand development along the pine-grassland ecotone in the Colorado Front Range. *Can J For Res* 29, 575-584.
- MCDONALD R.I., PEET R.K., URBAN D.L., 2003. Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. *J Veg Sci* 14, 441-450.
- MIYADOKORO T., NISHIMURA N., YAMAMOTO S., 2003. Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *For Ecol Manage* 182, 259-272.
- MOEUR M., 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *For Sci* 39, 756-775.

- MOEUR M., 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla/Thuja plicata* forests. For Ecol Manage 94, 175-186.
- MORISITA M., 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem Fac Sci Kyushu Univ E 2, 215-235.
- NAKASHIZUKA T., NUMATA M., 1982. Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influence of grazing. Jap J Ecol 32, 473-482.
- NANAMI S., KAWAGUCHI H., YAMAKURA T., 1999. Dioecy-induced spatial patterns of two codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculata*. J Ecol 87, 678-687.
- OHKUBO T., KAJI M., HAMAYA T., 1988. Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, Central Japan, with special reference to regeneration processes. Ecol Res 3, 101-116.
- PARK A., 2003. Spatial segregation of pines and oaks under different fire regimes in the Sierra Madre Occidental. Plant Ecol 169, 1-20.
- PÉLISSIER R., GOREAUD F., 2001. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. J Veg Sci 12, 99-108.
- PERRY J.N., 1995. Spatial analysis by distance indices. J Anim Ecol 64, 303-314.
- PERRY J.N., 1998. Measures of spatial pattern for counts. Ecology 79, 1008-1017.
- PERRY J.N., DIXON P.M., 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., JAKOMULSKA A., CITRONPOUSTY 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. Ecol Lett 2, 106-113.
- PETERSON C.J., SQUIERS E.R., 1995. An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen-white-pine forest. J Ecol 83, 847-855.
- PIELOU E.C., 1969. An Introduction to Mathematical Ecology. Wiley, New York.
- REBERTUS A.J., WILLIAMSON B., MOSER E.B., 1989. Fire-induced changes in *Quercus laevis* spatial pattern in Florida sandhills. J Ecol 77, 638-650.
- REJMÁNEK M., LEPSŠ J., 1996. Negative associations can reveal interspecific competition and reversal of competitive hierarchies during succession. Oikos 76, 161-168.
- RIPLEY B.D., 1977. Modelling spatial patterns. J R Statist Soc B 39, 172-212.
- RIPLEY B.D., 1981. Spatial statistics. Wiley, New York.
- ROGERS H.M., 1999. Stand dynamics of *Dacrydium cupressinum* dominated forest on glacial terraces, south Westland, New Zealand. For Ecol Manage 117, 111-128.
- ROHLF F.J., ARCHIE J.W., 1978. Least-squares mapping using interpoint distances. Ecology 59, 126-132.
- ROSSI R.E., MULLA D.J., JOURNAL A.G., FRANZ E.H., 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. Ecol Monogr 62, 277-314.
- ROZAS V., 2003. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain. For Ecol Manage 182, 175-194.
- ROZAS V., 2004. A dendroecological reconstruction of age structure and past management in an old-growth pollarded parkland in northern Spain. For Ecol Manage 195, 205-219.
- SAKAI A.K., ODEN N.L., 1983. Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum* L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. Am Nat 122, 489-508.
- SOUZA A.F., MARTINS F.R., 2002. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. Plant Ecol 164, 141-155.
- STERNER R.W., RIBIC C.A., SCHATZ G.E., 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. J Ecol 74, 621-633.
- STEWART G.H., 1986. Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. Vegetatio 68, 115-126.
- STEWART G.H., ROSE A.B., 1990. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. Vegetatio 87, 101-114.
- SZWAGRZYK J., CZERWCZAK M., 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. J Veg Sci 4, 469-476.
- TAYLOR A.H., ZISHENG Q., 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. J Ecol 76, 1204-1218.
- TAYLOR A.H., ZISHENG Q., JIE L., 1996. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. Vegetatio 124, 25-38.
- TURNER D.P., FRANZ E.H., 1985. Size class structure and tree dispersion patterns in old-growth cedar-hemlock forest of the northern Rocky Mountains (USA). Oecologia 68, 52-56.
- UPTON G.J.G., FINGLETON B., 1985. Spatial Data Analysis by Example, Vol. 1. Point Pattern and Quantitative Data. Wiley, Chichester.
- VACEK S., LEPSŠ J., 1996. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. J Veg Sci 7, 789-798.
- VEBLÉN T.T., SCHLEGEL F.M., ESCOBAR B., 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. J Ecol 68, 1-31.
- WARD J.S., PARKER G.R., FERRANDINO F.J., 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. For Ecol Manage 83, 189-202.
- WIEGAND T., MOLONEY K.A., 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos 104, 209-229.
- WIEGAND T., MOLONEY K.A., NAVES J., KNAUER F., 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. Am Nat 154, 605-627.
- WILLIAMSON G.B., 1975. Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. Ecology 56, 727-731.
- XU X., MADDEN L.V., 2003. Considerations for the use of SADIE statistics to quantify spatial patterns. Ecography 26, 821-830.