

Cuadernos de Investigación Geográfica	2003	Nº 29	pp. 67-82	ISSN 0211-6820
---------------------------------------	------	-------	-----------	----------------

© Universidad de La Rioja

EL ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA BIODIVERSIDAD: CONCEPTOS Y MÉTODOS

DAVID NOGUÉS BRAVO

Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC).Campus de Aula Dei.Av. Montaña 1005

Apartado 202. Zaragoza.

dnogues@ipe.csic.es

RESUMEN: *La biodiversidad es un recurso con importantes valores ecológicos, económicos y estéticos y está siendo amenazada por la continua presión sobre los ecosistemas terrestres y marinos. Su distribución espacial depende de factores de diversa índole que abarcan escalas espaciales y temporales muy distintas, desde las globales hasta las locales. El interés por crear herramientas para la gestión y conservación de los recursos biológicos, plantea la necesidad de desarrollar una teoría general sobre la biodiversidad y su distribución espacial. Para tal fin, se deben integrar las distintas visiones parciales, de la Biogeografía a la Ecología, y de sus escalas de trabajo sobre el problema de estudio, a través de la recuperación de conceptos eminentemente geográficos: jerarquía de escalas, síntesis regional, etc. Por otro lado, estos conceptos han de implementarse en marcos metodológicos y técnicos adecuados. El presente artículo tiene por objeto (1) sintetizar las diferentes aproximaciones conceptuales y subrayar soluciones posibles para la unificación de un marco teórico desde la Geografía y (2) exponer metodologías estadísticas dirigidas al desarrollo de modelos predictivos y explicativos, escasamente usados hasta el momento por los biogeógrafos españoles.*

ABSTRACT: *Biodiversity is a natural resource with important ecological, economical and esthetic values. It has been endangered due to pressure on terrestrial ecosystems. Its spatial distribution depends on several factor acting at many scales. Thus, the restoration of geographical principles as hierarchy of scales or regional synthesis is needed to develop a holistic framework to study, to manage and protect biodiversity. Also, this concepts must be integrated in accurate methodologies. In this way, the aim of this paper is (1) synthesize the different theoretical approaches to biodiversity patterns and its causes and underline possible solutions from geography to develop a holistic approach and (2) to show statistical methodologies focused on predictive and explanatory models scarcely used in biogeography studies in Spain.*

Palabras clave: biodiversidad, patrón espacial, teoría general diversidad, modelos predictivos y explicativos, estadística.

Keywords: biodiversity, spatial patterns, general theory of biodiversity, predictive and explanatory models, statistics.

1. Introducción

La continuada y creciente alteración de origen antrópico sobre los ecosistemas terrestres y marinos (Hannah y Bowles, 1995), sobrepasando en ocasiones los umbrales de resiliencia que éstos pueden soportar, está favoreciendo la desaparición de las especies de flora y fauna que de ellos dependen (Myers, 1979; Wilson, 1985). Esta situación ha concitado la preocupación de la comunidad internacional, lo que se ha expresado en una serie de reuniones y convenios internacionales (Berna, 1913; Fontainebleau, 1948; Atenas, 1958; Programa Hombre y Biosfera, 1971; Estocolmo, 1972; Washington, 1990; Río de Janeiro, 1992), y en paralelo, en un aumento de la investigación científica en este campo.

La variabilidad espacial de la biodiversidad es la respuesta a una serie de procesos que interactúan a escalas temporales y espaciales bien distintas: razones históricas como movimientos tectónicos en eras geológicas anteriores o glaciaciones que han influido en la distribución biogeográfica de las especies (Blondel, 1987), razones ambientales como las respuestas de las especies a la energía disponible (Wright, 1983; Turner *et al.*, 1988; Currie, 1991) o a la composición y estructura paisajística (Bell *et al.*, 1991, Kerr y Packer, 1997, Böhning-Gaese, 1997; Bellamy *et al.*, 1998; Davidowitz y Rosenzweig, 1998; Fuller *et al.*, 2001; Joly y Myers, 2001), y razones funcionales, como la interacción entre las especies. Este solapamiento de factores diversos pertenecientes a escala espaciales y temporales distintas ha generado problemas en la unificación de un cuerpo teórico-metodológico para abordar el problema. Durante gran parte del siglo XX se adoptaron dos perspectivas para su estudio. Por un lado, la Biogeografía tradicional, heredera de los biogeógrafos del siglo XIX (Wallace, 1876), que estuvo centrada en el estudio de la distribución de la flora y de la fauna, de la estructura de las áreas de distribución y de las diferencias y similitudes de los taxones presentes en unas y otras. Sus análisis se enmarcan en escalas espaciales de tipo continental y periodos de tiempo cuasi-geológicos. Por otro lado, la Ecología, como ciencia encargada del estudio de las relaciones entre los seres vivos y su entorno, ha permanecido por su propia naturaleza en escalas de análisis más grandes, como consecuencia de la dificultad de enfrentarse al estudio integrado del sistema de elementos y funciones que componen los ecosistemas. Posteriormente, tras las aportaciones de Wilson y Mac Arthur (Mac Arthur y Wilson, 1967; Mac Arthur, 1972) y con la aparición de la Ecología del Paisaje, se están desarrollando diversos enfoques integradores que, sin embargo, siguen estando sujetos a concepciones parciales. Por ello, es creciente la necesidad de desarrollar un marco teórico operativo para la gestión y conservación de la biodiversidad.

Por otro lado, el estudio de los patrones espaciales de la biodiversidad requiere un ingente esfuerzo de muestreo, y las estrategias de gestión y conservación de la misma necesitan de directrices claras apoyadas en el conocimiento científico. Como respuesta a estas necesidades, predecir y explicar la distribución de biodiversidad, se ha desarrollado un marco metodológico y técnico en los últimos treinta años, integrando la teledetección (Quattrochi y Pelletier, 1990), las técnicas de análisis multivariante (Turner y Gardner, 1991; Legendre y Legendre, 1998) y el análisis espacial de los Sistemas de Información Geográfica (Haines *et al.*, 1993).

La complejidad del fenómeno estudiado, las múltiples escalas temporales y espaciales de los factores que operan sobre él, así como la existencia de enfoques disciplinares distintos ya desde su inicio (la Biogeografía clásica y la Ecología del siglo XIX) han y están provocando dificultades en el desarrollo de un marco operativo para su gestión, conservación y explotación (Di Castri y Balaji, 2002). Ante esta situación, los estudios de Geografía han de aportar una visión holística e integradora respecto de las escalas y de los factores de diversa naturaleza implicados, pero además, han de incorporar métodos y técnicas de modelización de mayor capacidad. Este artículo pretende (1) sintetizar las principales corrientes o aproximaciones conceptuales al estudio de la distribución espacial de la biodiversidad, y (2) exponer los principales métodos y técnicas para el desarrollo de análisis y modelos espaciales predictivos y explicativos. En este apartado se pondrá especial énfasis, por un lado, en la potencia y validez de las regresiones lineales y sus extensiones paramétricas y no paramétricas, Modelos Lineales Generalizables y Modelos Generales Aditivos para la construcción de modelos predictivos. Por otro lado, se presentarán y explicarán dos técnicas, *partial regression analysis* (Legendre y Legendre, 1998) y *hierarchical partitioning* (Chevan y Sutherland, 1991; Macnally, 2002) dirigidas a la obtención de capacidad o inferencia ecológica a partir de los modelos predictivos, y de escasa aplicación hasta ahora en la Geografía española. En síntesis, se pretende presentar teorías y métodos para la modelización de los patrones espaciales de la biodiversidad así como reflexionar sobre la necesaria relación recíproca, aportación e incorporación de ideas, de la Geografía con ciencias afines para el estudio de la diversidad biológica y su distribución.

2. Aproximaciones conceptuales al estudio de la distribución espacial de la biodiversidad

2.1 El concepto de biodiversidad

El conocimiento científico centrado en las relaciones entre los marcos espaciales y los seres vivos está presente desde los estudios del siglo XIX, con naturalistas y geógrafos como Darwin, Humboldt y Wallace. El concepto biodiversidad, definido como tal, surge a principios de la década de los 80, aunque con anterioridad, en la década de los 30, científicos como Fisher, Haldane y Sewall Wright tuvieron una fuerte influencia en los conceptos genéticos que implicaban diversidad biológica. Sin embargo, las primeras definiciones aparecen a principios de los 80, con autores como Lovejoy (1980), que iguala este concepto al de número de especies y Norse y MacManus (1980) que lo emplearon para incluir dos conceptos relacionados: diversidad genética y diversidad ecológica. Pero sería Rosen el primero en acuñar y delimitar la palabra biodiversidad en el Foro Nacional sobre Biodiversidad en Washington. Casi paralelamente, Norse *et al.* (1986) y la *United States Office of Technology Assessment* (OTA 1987) aportaron la primera definición en reconocer específicamente los tres componentes principales (ecosistemas, especies y genes) de la diversidad biológica.

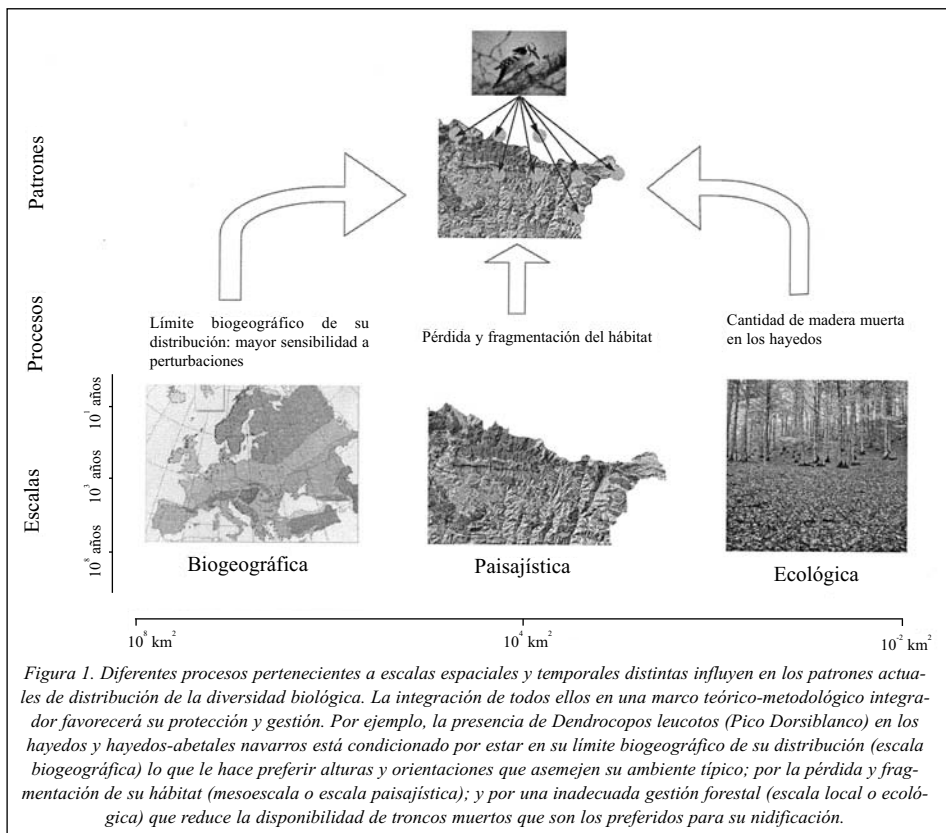
La popularización definitiva del término es obra de Wilson (1985; 1992), que sintetizó de forma precisa los tres niveles que la componen, genes, especies y ecosistemas, y las relaciones que entre ellos existen. Sobre esta base conceptual, la biodiversidad, con sus implicaciones ecológicas, económicas, estéticas y éticas, tanto directas como indi-

rectas (Perrings, 1995) se ha convertido en uno de los campos de investigación preferentes desde diversas disciplinas científicas.

2.2 Evolución de los enfoques: hacia una visión integradora

La Biogeografía clásica y la Ecología abordaron durante el siglo pasado el problema de la distinta distribución de la biodiversidad en el espacio a escalas distintas y con enfoques diferentes. Mientras la Biogeografía estaba dirigida por un enfoque horizontal, centrándose en la recogida de datos y descripción de distribuciones, la Ecología desde un enfoque vertical se centraba en el estudio de las relaciones y funcionamiento del sistema formado por los seres vivos y su medio en escalas locales.

Estas dos aproximaciones se reconciliaron a partir de los trabajos de Wilson y MacArthur, que dieron lugar a una nueva Biogeografía, *Geographical Ecology* (Blondel, 1979). Esta nueva doctrina está fundada sobre el equilibrio de dos fuerzas y su relación con una serie de variables. Las dos fuerzas, que condicionan las tasas de colonización, son la inmigración de propágulos y la extinción de poblaciones locales. Las variables o parámetros son la estructura de los ambientes, la morfología de las especies, la gestión de la energía para el comportamiento y la dinámica de poblaciones.



En los últimos años, una parte nada despreciable de los estudios sobre la distribución espacial de la biodiversidad y sus causas, proviene de una “nueva” disciplina, la Ecología del paisaje. Ésta ha analizado profusamente los patrones espaciales de la biodiversidad y sus relaciones con características paisajísticas, entendidas éstas en su contexto más amplio (Antrop, 2001). Esta nueva rama científica, que hunde sus raíces en los geógrafos y geobotánicos de la Europa Central y del Este de la primera mitad del siglo, ha evolucionado apoyándose en la obra de los anteriormente citados, Wilson y Mac Arthur. El término que denomina a esta rama científica fue acuñado por Troll y es definida como la ciencia que estudia la estructura, función y desarrollo de los paisajes, entendiéndose por paisaje el complejo geográfico integrado por los geosistemas, incluyendo en éstos el antrópico. Su naturaleza, ligada a la de Geografía y la de la Ecología, está constituida por una estructura doble. Por un lado, la aproximación funcional, vertical, que proviene de la Ecología, y por otro la espacial, la horizontal, de la Geografía. La aportación de la visión integradora de esta disciplina está sustentada en la utilización de un concepto de trabajo y una escala, el paisaje, que sintetiza un completo grupo de procesos socioeconómicos y ecológicos y que es abordable desde el punto de vista de la planificación.

Aunque la Ecología del Paisaje nace con vocación de ciencia holística y transdisciplinar, es cierto que están presentes, frecuentemente, visiones parciales de la misma. Por un lado, hay una percepción más biológica, desarrollada principalmente en Estados Unidos y en algunas escuelas europeas. Por otro lado, una visión más puramente geográfica, de las escuelas de la Europa Central y del Este. Esto ha provocado, en un extremo, estudios centrados únicamente en el carácter espacial de la Ecología del Paisaje, análisis de los patrones espaciales. Es por ello que autores como Haines-Young (1999) o Li (1999) han criticado la desatención de las causas y procesos subyacentes que los generan. En el extremo opuesto se encuentra la aproximación o punto de vista que ha sido denominado como biológico (Bastian, 2001) centrado en la dinámica de las poblaciones (ej: modelo de mancha-corredor-matriz, conectividad entre hábitat, redes de espacios protegidos, barreras ecológicas, influencia de la fragmentación sobre las poblaciones, etc...) y cuyo desarrollo ha producido una “hipertrofia” de este enfoque.

En la actualidad, la Ecología del Paisaje es uno de los campos en los que se está trabajando más profusamente los patrones y causas de la desigual distribución de la biodiversidad sobre la superficie terrestre. Junto a ella, estudios de índole más biogeográfico, en un extremo, o ecológico en el otro se mantienen. Además, desde otras disciplinas se están apoyando estudios en este campo, como son la genética, la paleontología, la palinología, la climatología, etc. Todo ello está configurando un enfoque al problema de tipo transdisciplinar.

3. Métodos para el desarrollo de modelos predictivos y explicativos de la distribución espacial de la biodiversidad

3.1 Consideraciones previas

Una serie de consideraciones previas han de ser tenidas en cuenta en la realización y posterior interpretación de resultados de un modelo estadístico enfocado a la modelización espacial de la biodiversidad. Primero, el patrón de ésta puede ser representado mediante la riqueza específica, la abundancia, etc. Una de las formas más usuales de medir la biodiversidad presente en un determinado lugar es el número de especies, ya que

está correlacionada con la diversidad ecológica, taxonómica, filogenética y funcional y resume una gran parte del significado de la diversidad biológica (Gaston, 1996).

Segundo, los procesos de modelización espacial de este parámetro parten en su mayoría de la asunción de una naturaleza estática de la información, debido a la escasez de muestreos realizados en diferentes momentos para evaluar cómo los cambios ambientales influyen en la distribución de una especie o en la riqueza específica de un grupo determinado o taxón. De esta forma, se evalúa la influencia que las variaciones espaciales de una variable ambiental, incluyendo las de origen antrópico, tiene sobre la riqueza específica o la presencia/ausencia de una especie (ej: cuando la diversidad de hábitat aumenta también lo hace la riqueza de aves). Se asume, por lo tanto, un equilibrio, o al menos un pseudo-equilibrio entre el medioambiente y el patrón de biodiversidad observado.

Tercero, cualquier tipo de modelo para el estudio del medio natural tiene tres propiedades: generalización, realidad y precisión (Levins, 1966) y un mismo modelo no puede integrar las tres. Aunque esta teoría no es exactamente correcta, sirve para poder entender e interpretar la validez y limitaciones de un modelo. Así, aquellos dirigidos a la predicción de patrones de biodiversidad usando datos de muestreos y variables ambientales/antrópicas como factores directores de los mismos son denominados empíricos o estadísticos y se centran en la obtención de precisión y realismo. De éstos modelos no es esperable que aporten una explicación sobre las relaciones causa-efecto y sus resultados son difícilmente extrapolables a otras áreas. Sin embargo, y como será explicado en este trabajo, se han desarrollado técnicas que posibilitan la obtención de capacidad de inferencia ecológica, aseveración de la relación causa-efecto, lo que aumenta el grado de generalización de éstos. Por último, hay que tener en consideración que las variables predictoras utilizadas pueden no ser las variables directas que influyen en el patrón espacial por la dificultad de su medición (ej: en ocasiones se utiliza la altura o la latitud como variable indicadoras de la cantidad de energía). Es por ello que, en estas ocasiones, los resultados deben ser interpretados en función de las limitaciones de la información disponible.

3.2 La regresión lineal y sus extensiones: Modelos Lineales Generalizables (MLG) y Modelos Generalizables Aditivos (MGA)

Aunque existen otra serie de metodologías numéricas para el estudio de los patrones de distribución de la biodiversidad como la correlación canónica (Guisan *et al.*, 1999), los análisis de correspondencia (Ter Brack, 1988), la estadística bayesiana (Aspinall, 1992) o las redes neuronales (Manel *et al.*, 1999), el presente estudio persigue exponer someramente la base estadística así como algunas referencias bibliográficas de interés de los modelos de regresión, por ser éstos los más conocidos desde el ámbito geográfico, aunque a la vez utilizados e interpretados en ocasiones de forma errónea.

La regresión lineal tanto simple como múltiple, de larga tradición en la Ecología y la Geografía, relaciona una variable de respuesta, número de especies, con una serie de variables ambientales denominadas variables predictoras. Un modelo de regresión lineal presenta la siguiente forma:

$$Y = \alpha + X\beta + \epsilon \quad (1)$$

donde Y es la variable respuesta, a es la constante, $X = (X_1, \dots, X_p)$ es el vector de p variables predictoras, $\beta = \{\beta_1, \dots, \beta_p\}$ es el vector de p coeficientes de regresión y ε es el error, que es el error de medida y representa también la varianza no explicada por el modelo. Un modelo de regresión lineal presenta tres limitaciones (NICHOLLS, 1989):

- 1) los errores ε_i han de ser idénticos e independientemente distribuidos, incluyendo que la varianza de Y sea constante;
- 2) se asume que los errores ε_i han de seguir una distribución normal (Gausiana);
- 3) la función de regresión es lineal en las variables predictoras.

Estas limitaciones hacen que la regresión lineal presente dificultades en la integración de algunas variables ecológicas.

Los Modelos Lineales Generalizables componen unas familias de modelos de regresión más flexibles. En ellos, la combinación de variables predictoras, predictor lineal (PL), está relacionada con la media de la variable respuesta mediante una función de conexión (*link function*). Así, podremos elegir en función del tipo de datos entre diferentes familias de distribuciones, Guasiana, Poisson, Binomial y Gamma con sus respectivas funciones de conexión, identidad, logarítmica, *logit* e inversa. Un modelo lineal generalizable presenta la siguiente forma (Guisan *et al.* 2002):

$$g(E(Y)) = PL = \alpha + X \beta + \varepsilon \quad (2)$$

donde $g(\mu)$ es la función de conexión a través de la cual se relaciona el predictor lineal (PL) con el valor esperado de la variable respuesta $\mu = E(Y)$, siendo α , X y β los previamente descritos en la Eq. (1). La principal ventaja de los MLG es que asumen datos con distribuciones no gaussianas y que las predicciones estén entre los rangos adecuados (ej: la predicción del número de especies con un MLG y una función de unión logarítmica no dará nunca una predicción de valores inferiores a 0; así mismo, un MLG que asume una distribución binomial y una función *logit*, destinado a predecir la probabilidad de presencia de una especie determinada, dará siempre valores entre 0 y 1). Además, aunque ésto también es factible en los modelos lineales, es posible incluir transformaciones polinómicas o no lineales de las variables predictoras originales para incluir relaciones no lineales.

Por último, la extensión no paramétrica de los MLG son los Modelos Generalizables Aditivos. Presentan la misma estructura formal que los MLG pero con una diferencia. Ésta es que llevan incorporados algoritmos de cálculo que aplican transformaciones no lineales (Figura 2), *smoothed splines functions*, más potentes en términos de predicción, a las variables predictoras originales. Con los MGA se reduce el proceso de transformación y selección de los términos lineal, cuadrático o cúbico de las variables predictoras originales con mejor capacidad predictiva, como sucede en los MLG. Sin embargo, las curvas ajustadas requieren de una evaluación de credibilidad por parte del analista, con el fin de seleccionar sólo aquellas funciones con un significado ecológico interpretable. Una exposición teórica de esta metodología puede ser encontrada en Hastie y Tibshirani (1987) La fórmula matemática de un MGA queda expresada de la siguiente manera:

$$g(E(Y))=PL=\alpha+X s+\epsilon \tag{3}$$

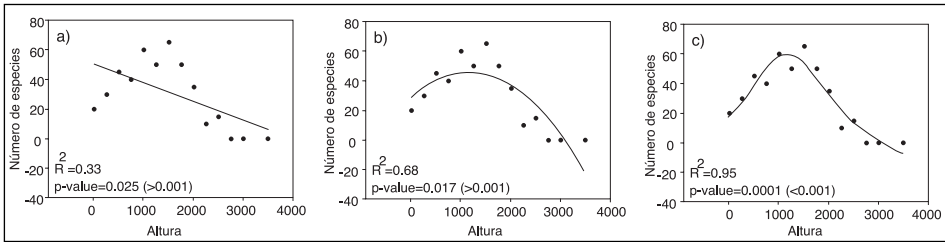


Figura 2. No todas las relaciones ecológicas siguen comportamientos lineales. En la figura a) la relación lineal no describe correctamente la relación entre el número de especies y la altura. En la b) una función polinómica de segundo grado ha sido ajustada (proceso típico en un MLG) y su capacidad predictiva y su significación estadística es mayor. En la figura c) una curva ha sido ajustada en función de la capacidad de ajuste y los grados de libertad definidos. Esta curva es calculada automáticamente en un GAM.

siendo s el vector formado por las funciones de suavización no lineal aplicadas a cada predictor. Expresado de otra manera, un MLG:

$$g(E(Y))=\alpha+\beta_1X_{1i}+ \beta_2X_{2i}+ \dots\beta_pX_{pi} \tag{4}$$

mientras que un MGA:

$$g(E(Y))=\alpha+s_1(X_{1i})+ s_2(X_{2i})+ \dots s_p(X_{pi}) \tag{5}$$

siendo X_{pi} una variable predictora cualquiera y s_p una función suavizadora desconocida.

3.2 De los modelos predictivos a la inferencia ecológica (o geográfica).

Cualquier tipo de los modelos anteriormente citados han de ser considerados como herramientas de predicción, aunque las variables seleccionadas para su desarrollo estén en consonancia con las hipótesis existentes sobre el objeto de estudio. En un análisis de tipo multivariante, como la regresión múltiple, el objetivo final es encontrar una función con capacidad predictiva y estadísticamente significativa. A ello se llega mediante la utilización de los clásicos procesos *forward*, *backward* o ambos a la vez, o bien mediante los criterios de información. Estos criterios están basados en la búsqueda del modelo más óptimo o eficiente penalizando la capacidad de ajuste por su complejidad (número de variables). Dos son los principales criterios, *Akaike Criterion Information*, AIC (Akaike, 1973) y *Bayesian Criterion Information*, BIC (Akaike 1978). Sin embargo, estas técnicas de selección de las variables no resuelven el problema de la colinealidad entre las mismas, y de esta forma, las variables seleccionadas finalmente pueden haber sido incluidas por su correlación con otras, pero no porque tengan relaciones de causalidad con la variable respuesta.

Por otro lado, las variables ambientales presentan mayoritariamente autocorrelación espacial: los sitios geográficamente más próximos de una variable tienen valores más

similares que los más alejados. Esta situación incumple una de los requisitos primarios de un análisis estadístico, la independencia de las observaciones, y deriva en problemas de significación estadística y de sobrevaloración de los ajustes.

Por esta razón, para obtener modelos libres de relaciones espúreas y de falacias *non causa pro causa*, se presentan dos técnicas diferentes. La primera de ellas es el *partial regression analysis* (Legendre y Legendre, 1998). Esta técnica parte de que las variables de tipo espacial presentan una estructura espacial (autocorrelación espacial), de lo que se derivan problemas de colinealidad y falsos gradientes. Para manejar esta situación se plantea una separación de la explicación de la varianza en (A) la fracción puramente ambiental, (B) la fracción ambiental con estructura espacial, (C) la fracción puramente espacial y (D) la varianza sin explicar. Elevados valores de B indica falsas correlaciones como consecuencia de la autocorrelación espacial en las variables ambientales. Por otro lado, la fracción A debe ser interpretada como el efecto de las variables ambientales tras haber eliminado su estructura espacial, es decir, la relación causal existente entre las variables no espaciales y la variable respuesta. Finalmente, con la fracción puramente espacial, C, es posible evaluar la importancia de condicionantes históricos no mensurables que siguen ejerciendo influencia en el patrón actual o bien la no inclusión de alguna variable significativa.

El cálculo de estas fracciones se realiza mediante (Lobo *et al.*, 2001; Hortal y Lobo, 2001):

i) la obtención de la varianza explicada mediante un proceso de regresión entre la riqueza de especies como variable respuesta y las variables ambientales y espaciales como variables respuesta (V_T)

ii) la obtención de la varianza explicada mediante un proceso de regresión entre la riqueza de especies como variable respuesta y las variables ambientales como variables respuesta (V_E)

iii) la obtención de la varianza explicada mediante un proceso de regresión entre la riqueza de especies como variable respuesta y las variables espaciales como variables respuesta (V_S)

Finalmente, calculamos A, B, C y D mediante: $A = V_T - V_S$; $B = V_T - V_E$; $C = V_T - V_S$, y finalmente, $D = 1 - V_T$.

V_S se calcula mediante una regresión por pasos hacia atrás, *backward regression*, entre la variable dependiente, número de especies, contra un polinomio de nueve términos usado en el *Trend Surface Analysis* (Gittins 1968):

$$\gamma = f(X, Y) = b_0 + b_1X + b_2Y + b_3X^2 + b_4XY + b_5Y^2 + b_6X^3 + b_7X^2Y + b_8XY^2 + b_9Y^3 \quad (6)$$

donde X e Y son la longitud y la latitud respectivamente y b los coeficientes.

Otra de las técnicas dirigidas a la obtención de inferencia ecológica es la denominada *hierarchical partitioning* (Chevan y Sutherland, 1991). Parte de la premisa de que los

procesos de selección mediante el test de los valores F (*forward y backward methods*) y los criterios de información (AIC, BIC) seleccionan variables que no tienen por qué ser las causales (Mac Nally, 1996). Para evitar esta situación propone separar el efecto independiente I de una variable x_i predictor, sobre la de respuesta, y , del efecto conjunto J de esa variable x_i como consecuencia de la correlación con otras variables predictoras (x_2, x_3). Para ello se evalúa la mejora en la predicción de la varianza cada vez que una variable determinada entra o sale de los modelos. Así, esta operación es llevada a cabo en toda la red de modelos posibles a crear con las variables predictoras utilizadas, siendo su número función de 2^k de k posibles variables predictoras (ej: en un modelo con 10 variables, el número total de modelos posibles es $2^{10} = 1024$). La media del cambio en la predicción de la varianza cada vez que una variable, x_i , entra en todos los modelos posibles es igual a I, o lo que es lo mismo, el efecto independiente de la variable x_i sobre la variable respuesta.

Posteriormente, se utiliza un proceso de aleatorización (Mac Nally, 2002) para obtener el valor de I para un número n de subgrupos de datos dentro de los casos originales. Si el valor de I obtenido para todos los casos está por encima del percentil 95 de la distribución de los valores de I observados para el número n de aleatorizaciones, se considera que esa variable es una de las que han de ser retenidas por su potencialidad explicativa. Los resultados de este proceso de evaluación de la significación estadística de cada variable, asimilable al p valor de la regresión normal, son los *Z valores*. Estos se obtienen mediante:

$$Z = \frac{[I_{\text{obs}} - \text{media}\{I_{\text{rand}}\}]}{SD\{I_{\text{rand}}\}} \quad (7)$$

siendo I_{obs} el valor de I observado para todos los casos de la variable x_i e I_{rand} el valor de I para uno de los subgrupos de los casos elegidos en el proceso de aleatorización. Valores de Z por encima del percentil 95 indican significación estadística al 95% (Figura 3). En síntesis, esta técnica permite evaluar que variables son las que presentan un mayor efecto independiente sobre la variable respuesta. Sin embargo, los resultados de su aplicación pueden estar condicionados por la autocorrelación espacial de las variables. Una solución a esta problema es el de realizar una regresión para cada variable predictor contra la ecuación 6. Los residuales, para cada variable, obtenidos son una buena estima de las variables predictoras sin el efecto de la autocorrelación espacial. Estas nuevas variables serían las introducidas en el proceso de *hierarchical partitioning*.

4. Discusión y conclusiones

Como ha sido comentado en el presente trabajo, existe una multiplicidad de enfoques y de percepciones parciales en el estudio de la distribución espacial de la biodiversidad. Es por ello que el desarrollo del conocimiento científico sobre la diversidad biológica y su aplicabilidad a la gestión debe estar apoyado en la superación de dos problemas. El primero de ellos es la integración de las múltiples escalas que afectan a la diversidad biológica en un marco teórico. En este sentido (Whittaker *et. al*, 2001), ha remarcado la necesidad de insertar en una teoría general de la diversidad el concepto de jerarquía de escala para implementar adecuadamente las teorías ecológicas. Así, se

ha planteado la necesidad de utilizar enfoques que integren factores que van desde lo global hasta lo local, desde los históricos a los climáticos y energéticos, a los procesos de alteración de los hábitat y a los procesos de interacción entre las especies. El segundo de los problemas es el desarrollo de metodologías y técnicas útiles que conecten este marco teórico con las necesidades de gestión ambiental o territorial. En este sentido, son especialmente interesantes los trabajos de Mackey y Lindenmayer (2001) y de Cushman y McGarigal (2002), que han desarrollado metodologías dirigidas a marcos espaciales multiescalares.

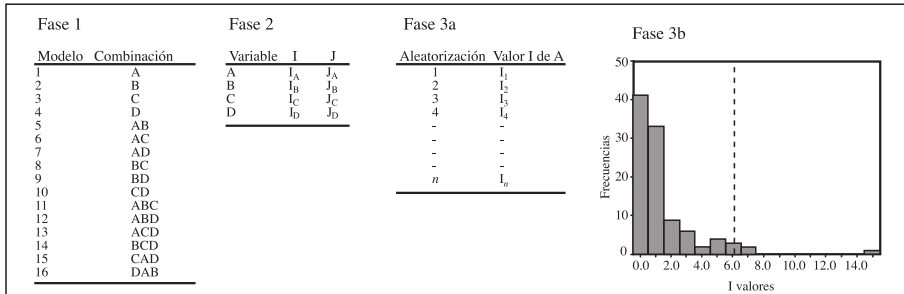


Figura 3. Un análisis para la evaluación de la capacidad explicativa de cada variable mediante hierarchical partitioning tiene tres fases. La fase 1 establece toda la red de modelos posibles (2k). La fase 2 calcula la media de mejora en el ajuste en todos los modelos cada vez que una variable (ej. A) entra, obteniendo el efecto independiente (I). La fase 3 evalúa si para una variable (A), su valor inicial de I está por encima del percentil 95 de la distribución de n valores de I obtenidos para diferentes submuestras de los datos. En la figura 3b se observa como el valor original de I, 15, está por encima del p95 (sig > 95%), marcado por la línea discontinua.

En paralelo a la necesidad de enfoques multiescalares, se ha señalado desde diversos ámbitos la importancia de recuperar algunos conceptos que en ocasiones han sido relegados o no usados correctamente. De esta forma, las proposiciones expuestas para la reducción de la tendencia hacia una bicefalia, enfoque espacial-enfoque biológico, dentro de la Ecología del Paisaje están basadas en la recuperación de la aproximación ecosistémica así como de algunos conceptos evidentemente geográficos como los de estructura jerárquica de los componentes geográficos, regionalización o síntesis paisajística (Bastian, 2001). Además, se ha señalado como necesario para alcanzar esa pretendida naturaleza holística, el incremento del estudio de las relaciones entre los componentes naturales y sociales de los paisajes, ya que son estos últimos los que modelan, y cada vez más aceleradamente, a los primeros (Wiens y Moss, 1999).

Los trabajos desde la Biogeografía española han mostrado esa capacidad integradora y sintética, pero sin embargo, estos conceptos no han sido integrados en ocasiones en marcos metodológicos adecuados. La Biogeografía en España aparece (López Ontiveros, 1996), con un cierto retraso, muy centrada en la Fitogeografía y desarrollando muy escasamente la Zoogeografía. Así como desde la Ecología se han realizado esfuerzos en la modelización del desigual reparto de la biodiversidad sobre el territorio (Atauri y Lucio, 2001; Hortal y Lobo, 2001; Lobo *et al.*, 2001; Lobo *et al.*, 2002;), un repaso a algunas de las revistas españolas de Geografía (Cuadernos de Investigación Geográfica, 1980-2002; Boletín de la AGE, 1984-2002; Geographicalia, 1977-2002; Polígonos, 1993-2000; Investigaciones Geográficas, 1992-2002) muestra una escasa representación de trabajos

en este ámbito. Algunas aportaciones existen en los congresos del Grupo de Técnicas Cuantitativa, SIG y Teledetección, (Pino *et al.*, 1998; Sainz, 2000) o en congresos específicos como las aportaciones del I Congreso Nacional de Biogeografía (Gosálvez y Morales, 2000; Guerrero *et al.*, 2000; Sanz *et al.*, 2000). Destacado en este congreso por su rigor estadístico es el trabajo de Real *et al.* (2000), que utiliza un Análisis de Vías que permite diferenciar correlación de causalidad.

Se hace necesario, por lo tanto, desarrollar un enfoque para el estudio de los patrones y causas de la distribución espacial de la biodiversidad, y es por ello que desde los estudios de Geografía en España se debe (1) aportar a este problema principios eminentemente geográficos (escala, regionalización y síntesis paisajística) e (2) incorporar estos principios en metodologías y técnicas más depuradas enfocadas a la modelización. Bajo esta perspectiva, la Geografía, en contacto con otras ciencias, ha de considerar que la biodiversidad, al igual que ya se ha hecho con otros aspectos del medio físico (climáticos, geomorfológicos, hídricos, etc.), es un aspecto fundamental en el desarrollo sostenible de nuestros territorios, y que para su gestión es necesario el desarrollo de herramientas de análisis adecuadas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al soporte económico del proyecto “Cartografía de la diversidad y heterogeneidad ecológicas en Navarra” y al proyecto europeo INCO, *Management and Policy Options for the Sustainable Development in Southern Africa of Communal Rangelands and their Communities* (MAPOSDA).

Bibliografía

- AKAIKE, H., (1973). *Information theory as an extension of the maximum likelihood principle*. Second International Symposium on Information Theory, Budapest, Akademiai Kiado.
- AKAIKE, H., (1978). A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics*, 30(A): 9-14.
- ANTROP, M., (2001). The language of landscape ecologists and planners. A comparative content analysis of concepts used in landscape ecology. *Landscape and Urban Planning*, 55: 166-173.
- ASPINALL, R.J., (1992). An inductive modeling procedure based on Bayes theorem for analysis of pattern in spatial data. *International Journal of Geographical Information Systems* 6: 105-121.
- Office of Technical Assessment, (1987). *Technologies to Maintain Biological Diversity*. Washington, D.C.
- ATAURI, J.A., y LUCIO, J.V., (2001). The role of landscape structure in species richness distribution of birds, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147-159.
- Bastian, O., (2001). Landscape Ecology - towards a unified discipline?. *Landscape Ecology*, 16: 757-766.
- BELL, S.S., McCOY, E.D., y MUSHINSKY Y, H.R., (1991). *Habitat structure: the physical*

- arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London.
- BELLAMY, P.E., BROWN, N.J., ENOKSSON, B., FIRBANK, L.G., FULLER, R.J., HINSLEY, S.A. y SCHOTMAN A.G.M., (1998). The influences of habitat, landscape structure and climate on local distribution patterns of the nuthatch (*Sitta europaea*L.). *OEcologia*, 115: 127-136.
- BLONDEL, J., (1987). From biogeography to life history theory: a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *Journal of Biogeography*, 14: 405-422.
- BLONDEL, J., 1979. *Biogeografía y Ecología*. Editorial Academia, León.
- BÖHNING-GAESE, K., (1997). Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 24: 49-60.
- CHEVAN, A., y SUTHERLAND, M., (1991). Hierarchical partitioning. *The American Statistician* 45: 90-96.
- CURRIE, D.J., (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist*, 137: 27-49.
- CUSHMAN, S.A., y MCGARIGAL, K., (2002). Hierarchical, Multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology*, 17: 637-646.
- DAVIDOWITZ, G.R., y ROSENZWEIG, L., (1998). The latitudinal gradient of species diversity among North American grasshoppers (Acrididae) within a single habitat: a test of the spatial heterogeneity hypothesis. *Journal of Biogeography* 25: 553-560.
- DI CASTRI, F., y BALAJI, V., (2002). *Tourism, Biodiversity and Information*. Backhuys Publisher, Leiden.
- FULLER, R.J., CHAMBERLAIN, D.E., BURTON, N.H.K. y GOUGH, S.J., (2001). Distributions of birds in lowland agricultural landscapes of England and Wales: How distinctive are birds communities of hedgerows and woodland?. *Agriculture, Ecosystems and Environments*, 84: 79-92.
- GASTON, K.J., (1996). Species richness: measure and measurements. En: *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. (GASTON, K. J., Ed.) Blackwell Science: 77-113.
- GITTINGS, R., (1968). Trend-surface analysis of ecological data. *Journal of Ecology* 56: 845-869.
- GOSALVEZ, R. U., y MORALES, M., (2002). *Los humedales del Campo de Calatrava como espacios receptores de biodiversidad*. I Congreso Español de Biogeografía, Vall de Núria, Aster.
- GUERRERO, J.C., VARGAS, J.M., REAL, R., y BAEZ, M., (2000). Procesos de colonización peninsular de los Carábidos (Coleoptera, Insecta) en las Islas Canarias. En: *Temas en Biogeografía*. Actas del I Congreso Nacional de Biogeografía, Vall de Núria, 155-164.
- GUISAN, A., EDWARDS, JR., y HASTIE, T., (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157(2-3): 89-100.
- GUISAN, A., WEISS, S.B. y WEISS, A.D., (1999). GLM versus CCA spatial modeling of plants species distribution. *Plant Ecology*, 143: 107-122.
- HAINES-YOUNG, R., (1999). Landscape patterns: context and process. *5th IALE-World Congress*, Snowmass, USA.
- HAINES-YOUNG, R., Green, D.R. y COUSINS, S.H, (1993). *Landscape Ecology and GIS*. Taylor & Francis, London.
- HANNAH, L., y BOWLES, I., (1995). Letters: Global priorities. *BioScience*, 44: 122-135.

- HASTIE, T., y TIBSHIRANI, R., (1987). Generalised additive model: some applications. *Journal of American Statistical Association* 82: 371-386.
- HORTAL, J., y LOBO, J.M., (2001). A preliminary methodological approach to model the spatial distribution of biodiversity attributes. *1st Spanish Workshop of Spatio-temporal Modelling of Environmental Processes*, Castellón, 211-139.
- JOLY, K. MYERS., W.L., (2001). Patterns of mammalian species richness and habitat associations in Pennsylvania. *Biological Conservation*, 99: 253-260.
- KERR, J. T. PACKER., L., (1997). Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, 385: 252-254.
- LEGENDRE, P., y LEGENDRE, L., (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- LEHMANN, A., OVERTON, J.M.C., y AUSTIN, M.P., (2002). Regression models for spatial prediction: their role for biodiversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2085-2092.
- LEVINS, R., (1996). The strategy of model building in population ecology. *American Science*, 54: 421-431.
- LI, B., (1999). Towards a synergetic view of Landscape Ecology. 5th IALE World-Congress. Snowmass., USA.
- LOBO, J.M., CASTRO, I. y MORENO, J.C., (2001). Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 233-253.
- LOBO, J.M., LUMARET, J.P., y JAY-ROBERT, P., (2002). Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology & Biogeography*, 11: 265-277.
- LÓPEZ ONTIVEROS, A., (1995). Evolución reciente de la investigación geográfica en España. *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 21-22: 109-132.
- LOVEJOY, T.E. (1980). Foreword. En: *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective* (Soulé, M.E. y Wilcoxs, B.A., Ed.) Sinauer, Sunderland Associates: 5-9.
- MAC ARTHUR, R.H., (1972). *Geographical Ecology, patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York.
- MAC ARTHUR, R.H. y WILSON., E.O., (1967). *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- MAC NALLY, R., (1996). Hierarchical Partitioning as an interpretative tool in multivariate inference. *Australian Journal of Ecology*, 21: 224-228.
- MAC NALLY, R., (2002). Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1397-1401.
- MAC NALLY, R., (2002). Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1397-1401.
- MACKBEY, B.G., y LINDENMAYER, D.B., (2001). Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography*, 28: 1147-1166.
- MANEL, S., DÍAS, J.M. y ORMEROD, S.J., (1999). Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distribution: a case study with Himalayan river bird. *Ecological Modelling*, 120: 337-347.

- MYERS, N., (1979). *The Sinking Ark: A new look at the problem of disappearing species*. Pergamon Press, New York.
- NICHOLLS, A.O., (1989). How to make biological surveys go further with generalised linear models. *Biological Conservation*, 50: 51-75.
- NORSE, E. A., ROSENBAUM, K.L., WILCOVE, D.S., WILCOX, B.A., ROMME, W.H., JOHNSTON, D.W., y STOUT, M.L., (1986). *Conserving Biological Diversity in our National Forests*. The Wilderness Society, Washington, D.C.
- NORSE, E.A., y MCMANUS, R.E., 1980. Ecology and living resources biological diversity. En: *Environmental Quality 1980: The eleventh annual report of the Council on Environmental Quality*, Washington, D.C.
- OTA (Office of Technology Assessment). (1987). *Technologies to maintain biological diversity*. U.S. Government Printing Office, Washington, DC.
- PERRINGS, C., (1995). The economic value of biodiversity. En: *Global Biodiversity Assessment* (HEYWOOD, V.H., Ed.) UNEP & Cambridge University Press, Cambridge: 823-914.
- PINO, J., RIBAS, J., PONS, X. y RODA, F., (1998). Análisis mediante SIG de la relación entre la estructura del paisaje y riqueza de especies de aves en un área perimetropolitana de Barcelona. En: *Tecnología geográfica para el siglo XXI* (VIII Coloquio del Grupo de Métodos Cuantitativos, Sistemas de Información Geográfica y Teledetección), Bellaterra (Barcelona).
- QUATTROCHI, D.A., y PELLETIER, R.E., (1990). Remote Sensing for Analysis of Landscape. En: *Quantitative Methods in Landscape Ecology* (Turner M.G, y Gardner, R.H, Ed.), Springer-Verlag, New York: 51-77.
- REAL, R., MARQUEZ, A.L. y VARGAS, J.M., (2002). *Relaciones entre las tendencias geográficas de la diversidad de aves frugívoras y la diversidad de plantas con frutos en Europa*. I Congreso Nacional de Biogeografía, Vall de Núria, Aster.
- SAINZ DE LA MAZA, M., (2000). SIG y modelización de fauna protegida: delimitación de hábitat potencial del urogallo (tetrao urogallus) mediante lógica borrosa (fuzzy logic) en el Parque Natural del Cadí-Moixeró (Pirineo Catalán). En: *Tecnologías geográficas para el desarrollo sostenible* (IX Congreso del Grupo de Métodos Cuantitativos, SIG y Teledetección), Alcalá de Henares.
- SANZ HERRÁIZ, C., LÓPEZ ESTÉBANEZ, N., y MOLINA HOLGADO, P., (2002). Cambios altitudinales en la composición y la estructura de las comunidades de la Sierra de Filabres (Almería). En: *Temas de Biogeografía* (I Congreso Nacional de Biogeografía), Vall de Núria, 368-378.
- TER BRAAK, C.J.F., (1988). CANOCO: an extension of DECORANA to analyze species–environment relationships. *Vegetatio* 75: 159–160.
- TURNER, J.R.G., LENNON, J.J., y LAWRENSEN, J.A., (1988). British bird distributions and the energy theory. *Nature*, 335: 539-541.
- TURNER, M.G., y GARDNER, R.H., (1991). *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- WALLACE, A.R., (1876). *The geographical distribuion of animals*. MacMillan Eds., London.
- WHITTAKER, R.J., WILLIS, K.J. y FIELD, R., (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.

- WIENS J.A. y. MOSS, M.R., (1999). Preface. En: *Issues in Landscape Ecology*. 5th IALE World Congress, , Snowmass, USA.
- WILSON, E. O., (1985). The biological diversity crisis. *BioScience*, 35: 700-706.
- WILSON, E. O., (1992). *The diversity of life*. Belknap Press, Harvard.
- WRIGHT, D.H., (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41: 496-506.