

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DE VERTEBRADOS EN UN ÁREA DE TRANSICIÓN BIOGEOGRÁFICA: DE LA NAVARRA PIRENAICA A LA MEDITERRÁNEA

D. NOGUÉS BRAVO & J. P. MARTÍNEZ RICA

Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC.
Avda. Montañana, 1005. Apdo. 2002. 50080 Zaragoza (España).

ABSTRACT.— *Uneven distribution of biodiversity over the Earth's surface is a consequence of historic, environmental and functional factors. In this paper, spatial patterns of amphibians, reptiles, mammals and birds have been studied in a biogeographical gradient between Pyrenean and Mediterranean environments in Navarra. Also, the relationships between biodiversity, species richness, and biogeographical gradient have been measured with directional semivariograms and GIS. Results show correlations between biogeographical change and spatial patterns of vertebrates: reptiles have the higher values of species richness in the ecotone, while amphibians have an uneven distribution. Mammals and birds show lineal correlations with biogeographical change but in opposite directions.*

RÉSUMÉ.— *La repartition inégale de la biodiversité sur la surface du globe est conséquence de facteurs historiques, environnementaux et fonctionnels. Dans ce travail on analyse les modèles de la répartition dans l'espace des amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères sur un gradient biogéographique de Navarre, et on quantifie les relations parmi la biodiversité (exprimée comme richesse spécifique) et les changements biogéographiques en utilisant semivariogrammes et systèmes d'information géographique. Les résultats montrent cette relation parmi le changement biogéographique et la répartition dans l'espace des quatre groupes de vertébrés terrestres: les reptiles ont un plus grand nombre d'espèces dans l'ecotone tandis que les amphibiens montrent une répartition plus aléatoire, et les oiseaux et les mammifères présentent une variation linéaire du nombre d'espèces, variation qui est de signe opposé dans un groupe par rapport à l'autre.*

RESUMEN.— *La desigual distribución de la biodiversidad sobre la superficie terrestre es consecuencia de factores históricos, ambientales y funcionales. En el presente*

trabajo se analizan los patrones de distribución espacial de anfibios, reptiles, mamíferos y aves en un gradiente biogeográfico de Navarra, y se cuantifican las relaciones entre cambio biogeográfico y biodiversidad, expresada ésta mediante número de especies, utilizando semivariogramas direccionales y S. I. G. Los resultados muestran una relación entre el cambio biogeográfico y la distribución espacial de los cuatro grupos de vertebrados: los reptiles presentan mayor número de especies en el ecotono, los anfibios una disposición más aleatoria y mamíferos o aves relaciones lineales de variación pero en direcciones inversas.

Key-words: biodiversity, spatial patterns, vertebrates, GIS, directional semi-variograms, Navarra, Spain.

1. Introducción

Determinar y evaluar los factores que controlan los patrones espaciales de la biodiversidad se ha convertido en el "Santo Grial" (HUSTON, 1994) de la investigación ecológica. El desigual reparto de la biodiversidad es consecuencia de diferentes causas: razones geohistóricas como movimientos tectónicos en eras geológicas anteriores o glaciaciones que han influido en la distribución biogeográfica de las especies, razones ambientales como las respuestas de las especies a variables bióticas y abióticas, y razones funcionales, como la interacción entre las especies. Estas causas interactúan entre sí y desempeñan diferentes papeles dependiendo de la escala (GASTON, 1996).

A escalas globales, los factores relacionados con la disponibilidad energética han sido propuestos como los elementos causales de la variación de la biodiversidad, hipótesis riqueza de especies-energía (WRIGHT, 1983; TURNER *et al.*, 1988; CURRIE, 1991). Se acepta que la disponibilidad de una elevada cantidad de energía facilita la existencia de una mayor biomasa en un área determinada y que esto favorece la coexistencia de un mayor número de individuos. Sin embargo, existen dudas sobre estas relaciones, principalmente basadas en cómo la variabilidad espacial de la energía disponible no puede ser sino una expresión de las relaciones subyacentes con otras variables (GASTON, 1997; CURRIE *et al.*, 1999). A niveles mesoscálicos, de 10^6 a 10^{10} m², los factores relacionados con la estructura y la composición del paisaje, diversidad gamma, (BELL *et al.*, 1991; KERR & PACKER, 1997; BÖHNING-GAESE, 1997; BELLAMY *et al.*, 1998; DAVIDPWITZ & ROSENZWEIG, 1998; FULLER *et al.*, 2001; JOLY & MYERS, 2001) y los procesos de perturbación (RUNDEL *et al.*, 1998) son los que han mostrado una mayor influencia para explicar la distribución de la riqueza de especies, debido a las relaciones entre la composición y estructura del paisaje y sus funciones (NAVEH & LIEBERMAN, 1984; TURNER, 1989; GROSS *et al.*, 1995; FARINA, 2001).

La heterogeneidad paisajística, como consecuencia de causas climáticas, topográficas y culturales (BLONDEL & ARONSON, 1999) en la región Mediterránea, es el factor preponderante en el desigual reparto de la biodiversidad (CODY, 1986; ATAURI & LUCIO, 2001). Sin embargo, aunque a escalas intermedias sean estas las variables dominantes, en áreas de transición los factores biogeográficos tienen un peso no despreciable en la distribución del número de especies debido a la existencia de diferentes grupos biogeográficos de fauna. En estas zonas confluyen pues elementos que normalmente operan únicamente a escalas continentales, grandes contrastes climáticos y presencia de regiones biogeográficas distintas, y variables relacionadas con la estructura y composición del mosaico de coberturas del suelo, que son las dominantes en los escenarios mesoescálicos. Esta situación configura a Navarra, y en el caso concreto de este estudio, la zona entre la región pirenaica y la mediterránea, como un espacio de elevado interés en el proceso de evaluación de los papeles y pesos que los diferentes factores juegan sobre los patrones espaciales de la biodiversidad.

Un marco adecuado para el desarrollo de este tipo de análisis es el de los Sistemas de Información Geográfica. Estos se han confirmado como herramientas fundamentales en la evaluación de los patrones de distribución de la riqueza de especies y sus relaciones con variables ambientales. Con ellos, la comunidad científica ha desarrollado complejos modelos espaciales con el objeto de predecir y explicar el reparto de la biodiversidad mediante diferentes técnicas como la regresión múltiple (HEIKKINEN & NEUVONEN, 1997), modelos lineales generales, (AUSTIN & GAYWOOD, 1994), modelos generales aditivos (JANET, 1998) autómatas celulares (CAREY, 1996) o algoritmos genéticos (STOCKWELL & PETERS, 1998). Uno de los campos de aplicación en los que se centran los S.I.G. es el de la Geoestadística (BONHAM-CARTER, 1994; BURROUGH & McDONELL, 1998), que nos permite la realización de análisis de varianza para ajustar funciones que describan la variabilidad espacial de los valores del elemento objeto de estudio. Los semivariogramas son una de las técnicas más usuales en el tratamiento geoestadístico (CRESSIE, 1993; GOOVAERTS, 1997) y han sido utilizados en la cuantificación de la escala de variabilidad presente en el patrón espacial de una geovariante y en la identificación de la escala espacial o temporal a la que un factor presenta la máxima varianza; y se han aplicado en procesos de modelización espacial en múltiples disciplinas de la ciencia (CURRAN, 1988; ROSSI *et al.*, 1992; HEVESI *et al.*, 1992; GOOVAERTS, 1999; PARDO-IGUZZI, 1998; WALLACE *et al.*, 2000; WESTERN *et al.*, 1998). Un tipo particular de semivariograma es el denominado anisotrópico, que permite medir la variación, como en el presente trabajo, de la varianza espacial de una variable, la riqueza de especies, en una dirección determinada, de la Navarra pirenaica a la mediterránea,

reduciendo el efecto de los casos anómalos que deforman y dificultan la interpretación de los perfiles tradicionales.

El desarrollo en los últimos años de metodologías de carácter predictivo radica en el soporte que éstas ofrecen a las estrategias de gestión de la biodiversidad, que aún carecen de la suficiente cantidad de datos de campo. Sin embargo, estos modelos, por su naturaleza predictiva, no tienen en consideración las correlaciones accidentales entre las variables. En este marco, el presente trabajo persigue una aproximación a la evaluación de la influencia del cambio biogeográfico sobre la distribución de la biodiversidad, expresada como riqueza de especies, mediante:

1) exploración de las relaciones entre el cambio de región biogeográfica y la distribución espacial del número de especies

2) medición del diferente comportamiento de los patrones de distribución espacial a lo largo del gradiente biogeográfico de cuatro grupos de vertebrados: anfibios, reptiles, mamíferos y aves, mediante semivariogramas anisotrópicos o direccionales.

Cuatro hipótesis constituyen el marco conceptual:

- Los diferentes factores que dirigen el componente espacial de la biodiversidad interactúan en múltiples escalas espacio-temporales
- Los procesos de índole biogeográfica, y no solo los relacionados con la estructura y composición paisajística, contribuyen a los actuales patrones de distribución en mesoescalas en áreas de transición
- Cada grupo de vertebrados responde de manera distinta a los gradientes biogeográficos, dependiendo de sus capacidades de utilización del territorio
- Los semivariogramas direccionales son potentes herramientas para evaluar y sintetizar el cambio en intensidad de los objetos bajo estudio, como en el caso del número de especies.

2. Área de estudio, datos y métodos

2.1 Área de estudio

Navarra es una región caracterizada por una elevada heterogeneidad espacial y está situada en la zona norte de la Península Ibérica, en la transición entre la región biogeográfica eurosiberiana y la mediterránea. En este área de 10421 km² convergen los Pirineos, los Montes Vasco-Cantábricos y la cuenca sedimentaria del río Ebro. Dentro de la región eurosiberiana y situada en el cuadrante noreste de la zona, se encuentra la provincia pirenaica. El área comprendida por ésta y su prolongación hacia el sur hasta el extremo norte de las Bardenas es la que constituye el área de análisis del presente trabajo. Presenta

un variación bioclimática contrastada que comprende desde temperaturas medias anuales no superiores a los 6 grados centígrados y precipitaciones anuales superiores a los 1500 milímetros hasta precipitaciones que no alcanzan los 300 milímetros con temperaturas medias anuales superiores a los 13 grados. Esta diversidad climática va acompañada de una transición vegetal que abarca desde comunidades herbáceas o arbustivas supraforestales de carácter alpino y subalpino, pasando por frondosas y coníferas de media montaña, hasta vegetación típicamente mediterránea caracterizada por los carrascales.

2.2 Datos

Dos son las fuentes fundamentales de información: datos climáticos y un registro espacializado de vertebrados. Del total de datos climáticos de precipitación y temperaturas recogidos en estaciones meteorológicas existentes para toda Navarra se han seleccionado aquellas que ofrecían la mayor calidad y duración de sus series de datos, además de que estuvieran repartidas homogéneamente sobre el territorio. Así, se ha seleccionado un grupo de 65 estaciones, lo que da una densidad de una estación cada 160 km². Aunque el estándar de duración de una serie climática ha sido fijado en 30 años (WMO, 1967), para la consecución de un modelo estadístico de carácter espacial de precipitaciones y temperaturas se ha reducido el umbral temporal a 20 años para que en el grupo final de estaciones seleccionadas estuvieran representados el mayor número de situaciones geográficas posibles. Además, ha sido generado un Modelo Digital de Elevaciones a partir de curvas de nivel de cartografía digital a escala 1:25000, para ser usado como variable subrogada en el proceso de modelización climática. La otra fuente principal de información es una base digital de distribución de especies de vertebrados creada a partir de datos recogidos para la base de datos digital de distribución de fauna del Departamento de Medio Ambiente de la Diputación Foral de Navarra. Los datos están referidos a cuadrículas de 10 x 10 km². Para eliminar el efecto del área de las cuadrículas en los resultados, se han eliminado aquellas cuadrículas con una superficie inferior al 90% dentro del área de estudio. De esta manera, han sido seleccionadas un total de cuarenta y dos cuadrículas para ser utilizadas en los cálculos de varianza direccional.

2.3 Modelización bioclimática

Para la modelización bioclimática, se han obtenido dos ecuaciones predictivas para obtener valores continuos de pluviosidad y temperaturas. El modelo espacial de temperaturas se ha calculado mediante la utilización en el

modelo de regresión de tres variables predictoras, altitud, longitud y latitud. Para la consecución del modelo de precipitaciones se ha utilizado una variable de pertenencia borrosa, el grado de pertenencia a la región mediterránea, y técnicas clásicas en los modelos lineales generales, variables cruzadas y relaciones no lineales. La aplicación de ambas ecuaciones sobre los datos georeferenciados ha aportado elevados índices de verosimilitud tras comprobar los resultados con un grupo de estaciones meteorológicas de control (Tabla 1). Ambos modelos se han creado para toda la comunidad foral, extrayendo posteriormente los mapas para la zona de estudio. A partir de estas dos variables se ha construido un mapa bioclimático basado en el índice de aridez ideado por DE MARTONE (1926). Este índice ha sido seleccionado por su sencillo proceso de obtención y por su capacidad para caracterizar patrones de distribución de coberturas vegetales, y por ende, de cambios biogeográficos. El índice de aridez presenta la siguiente formulación:

Donde:

$$A = \frac{P}{T+10}$$

- A = Índice de aridez.
- P = Precipitación total anual.
- T = Temperatura media anual.

Tabla 1. Modelizaciones climáticas para obtener superficies continuas de valores de precipitaciones y temperaturas.
 Table 1. Climatic models and statistical parameters to obtain temperature and precipitation surfaces.

Factor	Variabes en el modelo	Capacidad predictiva (r ²)
Temperatura	-Altitud -Latitud -Longitud	0.88
Precipitación	-Función sigmoideal de pertenencia a la Navarra mediterránea cruzada con la altitud -Orientaciones noroeste	0.92

2.4 Semivariogramas direccionales

Un análisis de varianza examina la contribución a la varianza total obtenida a través del promedio de varianza de todos los pares de puntos separa-

dos por una distancia, *lag*. Para el presente trabajo se ha optado por usar una modificación de la ecuación original, de estimador de momentos, y aplicar un estimador robusto (CRESSIE & HAWKINS, 1980), por ser éste más resistente al efecto de los valores anómalos y porque es preferible cuando el número de pares de datos es reducido:

$$2s(\bar{h}_j) = \frac{\left[\frac{1}{N_h} \sum_{i=1}^{N_h} \sqrt{(\hat{e}(x_i) - \hat{e}(x_i + h))} \right]^4}{0.457 + \frac{0.494}{N_h}}$$

donde N_h es el número de pares de observaciones separados por una distancia h , y $\hat{e}(x_i)$ representa la medición de \hat{e} en los puntos x_1, x_2, \dots, x_n .

La utilización de un elevado número de puntos para calcular la variación espacial del número de especies mejora los resultados e interpretaciones que pueden ser obtenidas a partir de los perfiles tradicionales. Mientras en un transecto pueden aparecer valores anómalos como consecuencia de características especiales en la estructura o composición del paisaje, o de diferentes intensidades de muestreo en alguna de las celdas muestreadas, la utilización de semivariogramas direccionales reduce el efecto de estos *outliers* y favorece la obtención de patrones generales (Figura 2).

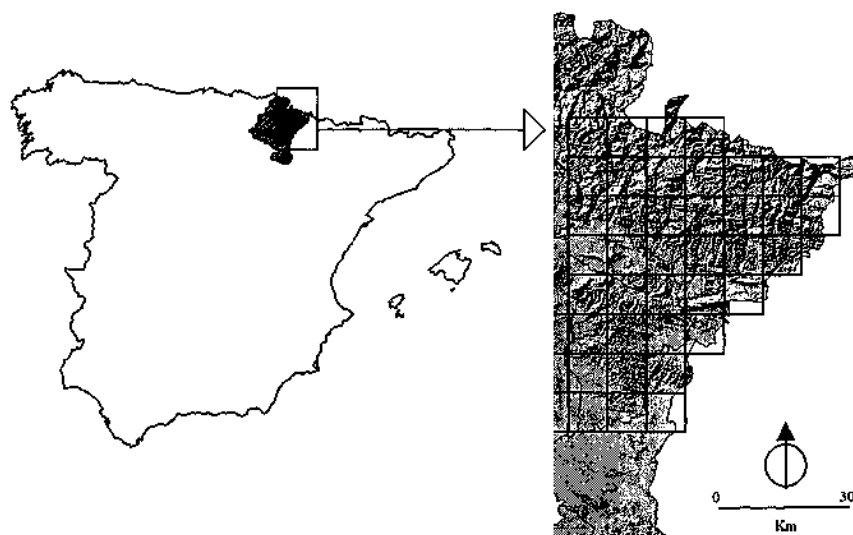


Figura 1. Localización del área de estudio.
Figure 1. Study area map.

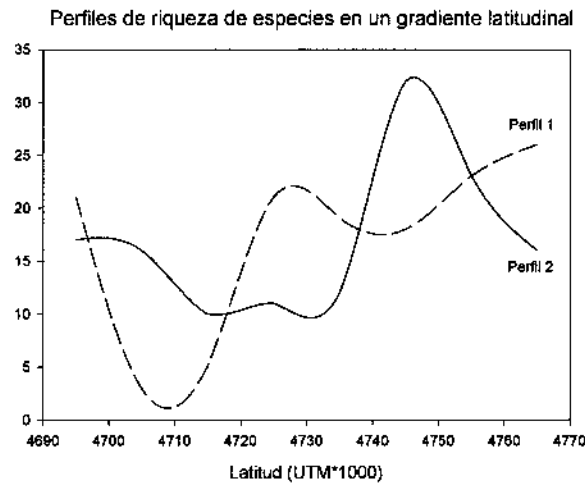


Figura 2. Evolución de la riqueza de especies en el sentido latitudinal mediante dos perfiles. Se observa un comportamiento desigual debido a diferencias en características locales de cada cuadrícula y a la diferente intensidad de muestreo.

Figure 2. Two profiles showing the evolution of species richness from south to north. The different behaviours are due to the local characteristics of sampling cells.

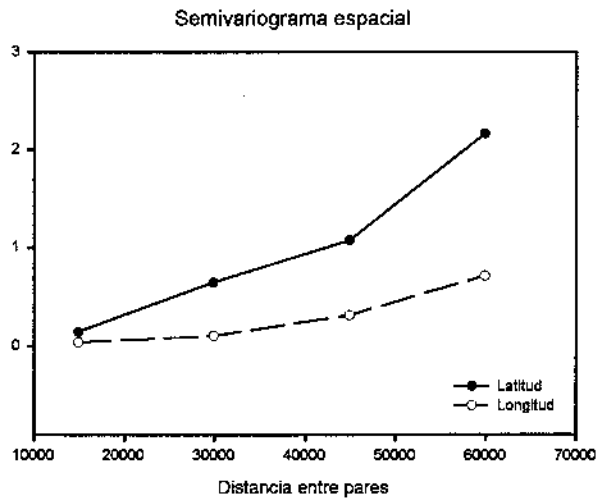


Figura 3. Semivariogramas direccionales de aridez. Los valores en lo latitudinal muestran un cambio de varianza mayor que en lo longitudinal. Esta situación es consecuencia de la circulación atmosférica a mesoescala y la disposición longitudinal de las barreras topográficas.

Figure 3. Directional semivariograms of aridity. Values from north-south varied more than from east-west due to mesoscale atmospheric circulation and the longitudinal position of topographic barriers.

En la evaluación la varianza del número de especies de los distintos grupos de vertebrados se ha utilizado análisis de varianza direccional (Figura 3). Este tipo particular de semivariograma se adecua a la evaluación del distinto comportamiento de la variabilidad espacial de los datos bajo análisis según dirección, y a la comparación entre varianzas de direcciones distintas. Este caso particular de análisis de la varianza requiere además de especificar un desfase, como en el no-direccional, un parámetro relacionado con la distancia angular dentro de la cual se seleccionan los pares de puntos. La presente técnica está implementada en Idrisi 32 GIS (EASTMAN, 1999) como un interfaz gráfico del programa Gstats (PEBESMA & WESELING, 1997), una herramienta dedicada al análisis geoestadístico.

El valor de riqueza de especies de cada grupo ha sido previamente estandarizado a un rango común con el objeto de comparar la diferente intensidad de la variabilidad espacial de la riqueza específica de anfibios, reptiles, mamíferos y aves. La pendiente de la línea de regresión ajustada a cada semivariograma sintetiza el grado de intensidad del cambio de biodiversidad. En la ecuación de relación lineal,

$$y = ax + b$$

y es la varianza espacial, x la distancia de corte o desfase, y a es la pendiente de la línea de regresión. Además, se ha utilizado el coeficiente de determinación, r^2 , para cuantificar el grado en que el semivariograma muestra un incremento lineal o no de la variabilidad espacial de los datos en las direcciones deseadas.

Con el fin de expresar y subrayar la dirección en la que el cambio ecológico es mayor, en latitud o en longitud, se han llevado a cabo dos semivariogramas con los datos de aridez.

2.5 Métodos de comprobación de los resultados geoestadísticos

Con el objeto de comprobar los resultados de variabilidad espacial obtenidos de los semivariogramas se han utilizado otras dos técnicas. Por un lado, y mediante estadística circular (BATSCHLET, 1981), se ha comprobado que la dirección predominante de la varianza del número de especies muestra el mismo patrón que el obtenido en los semivariogramas, a través del cálculo del vector medio,

$$\theta = \arctan \left(\frac{\bar{y}}{\bar{x}} \right)$$

donde θ es el ángulo del vector medio, \bar{y} es el promedio de Σ ponderado de los componentes, norte sur de las varianzas, y \bar{x} el Σ ponderado de los componentes este-oeste.

Por otro lado se han analizado mediante coeficientes de correlación de Pearson en entorno SIG las relaciones existentes entre los valores del índice de aridez, como expresión del cambio biogeográfico, y el número de especies de cada grupo.

3. Resultados

3.1. Gradiente bioclimático

Tras confeccionar el mapa de aridez, calcular el valor medio para cada una de las cuadrículas de muestreo y medir el cambio de varianza de estos valores en las dos direcciones mencionadas (Figura 3), se ha obtenido, a partir de la pendiente de la recta ajustada a cada uno de los semivariogramas direccionales, que la intensidad de cambio con la latitud es tres veces superior a la registrada con la longitud (Tabla 2), lo que subraya la ya conocida dirección de cambio biogeográfico dominante norte-sur. Esta dominancia es consecuencia de la interacción entre la circulación atmosférica, la disposición de las barreras topográficas y el gradiente altitudinal, lo que implica cambios en las condiciones climáticas, en los tipos de vegetación y en los usos del suelo.

Tabla 2. Pendiente de las rectas de regresión ajustadas a los semivariogramas para cuantificar la intensidad del cambio de la varianza.

Table 2. Slopes of regression equations adjusted to semivariogram to quantify changes in variance.

Variable	N-S	r ²	E-W	r ²	No direccional	r ²
Aridez	0.552	0.940	0.187	0.929		
Anfibios	0.039	0.098	0.039	0.843	-0.027	0.115
Reptiles	0.001	0.001	0.113	0.944	0.031	0.506
Mamíferos	0.344	0.988	0.070	0.731	0.088	0.640
Aves	0.474	0.966	0.124	0.834	0.305	0.948

3.2 Variograma no direccional para cada uno de los grupos de vertebrados

Previamente a los semivariogramas direccionales, y con el objeto de medir el distinto grado de variabilidad espacial, se han llevado a cabo semivario-

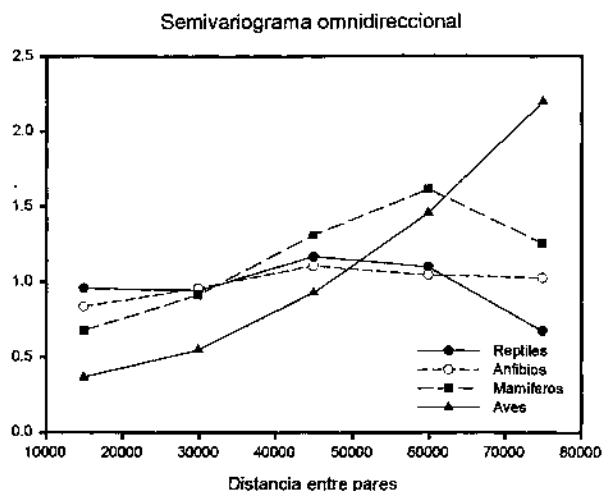


Figura 4. El variograma no-direccional de los cuatro grupos de vertebrados muestra el diferente comportamiento de la varianza espacial de cada uno de ellos. Aves y mamíferos son los que tienen los mayores valores de varianza espacial como consecuencia del diferente peso de cada grupo biogeográfico y su capacidad para percibir y usar el territorio.

Figure 4. The nondirectional semivariogram shows the different behaviour of spatial variance in groups of vertebrates. Birds and mammals had higher spatial variance due to the distribution of biogeographical groups and the ability to perceive and use the territory.

gramas no-direccionales para cada uno de los grupos de vertebrados. Éstos (Figura 4), así como las pendientes de las rectas ajustadas (Tabla 2), muestran que tanto anfibios como reptiles presentan una menor variabilidad espacial que mamíferos y aves, como posible consecuencia de las diferentes estrategias de adaptación al ambiente en función de sus limitaciones biológicas y por el diferente tamaño de cada grupo biogeográfico.

3.3 Semivariogramas direccionales por grupos

Para evaluar la varianza espacial de cada grupo de vertebrados en función de la intensidad del cambio biogeográfico se han calculado dos semivariogramas para cada uno de ellos, en el sentido de la latitud y en el de la longitud (Figura 5). La recta de la pendiente sirve de nuevo para medir la intensidad de cambio del número de especies en esas direcciones.

Los reptiles muestran un incremento lineal de la varianza espacial (Figura 5a) del número de especies en lo latitudinal hasta un desfase de 30 kilómetros, y un decrecimiento de los valores de riqueza de especies cuando

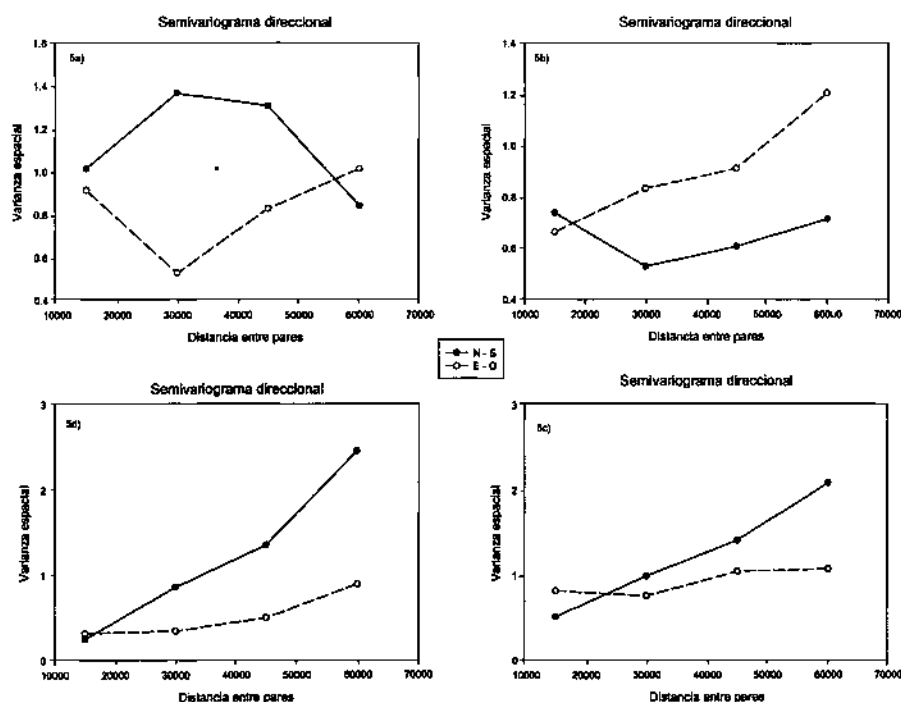


Figura 5. Variogramas direccionales para cada grupo de vertebrados. El semivariograma de los reptiles (a) muestra un pico en latitudes intermedias como consecuencia del efecto a esa distancia del mayor número de especies presentes en el ecotono. La varianza del número de especies de anfibios (5b) muestra un mayor incremento en longitud mientras que aves (5c) y mamíferos (5d) presentan una distribución relacionada con el cambio biogeográfico latitudinal. Figure 5. Directional semivariograms for each group of vertebrates. Reptiles (5a) had a peaked semivariogram in direction north-south due to the increment of species richness in the biogeographical ecotone at this lag distance. Amphibians 5(b) had a similar variability in both direction while the spatial variance of birds (5c) and mammals (5d) was higher from north-south.

los pares de puntos comparados se encuentran más alejados. Esta forma del semivariograma indica que la biodiversidad de este grupo, expresada como número de especies, se asemeja más en las cuadrículas más alejadas entre sí que en parejas de cuadrículas más cercanas, lo que implica la existencia de una estructura ambiental que produce un pico en el semivariograma a esa distancia. En el sentido longitudinal, la varianza presenta un incremento lineal pero con valores menores que los existentes en la dirección norte-sur. Por otro lado, los anfibios (Figura 5b) muestran un patrón en el que la mayor diferencia entre el número de especies se produce en la dirección este-oeste.

Los mamíferos y las aves presentan incrementos lineales de la varianza espacial pero con una intensidad mayor en el sentido latitudinal.

Para explicar y clarificar el patrón presentado por el grupo de los reptiles, en el que aparece una distribución no lineal entre la distancia de los pares comparados y el número de especies, se ha construido un gráfico a partir de un transecto norte-sur en el que aparecen representados la variable latitud y el número de especies (Figura 6). Aunque, como se ha mostrado con anterioridad, la selección de un perfil puede presentar valores anómalos que dificulten la interpretación del patrón general, se ha seleccionado aquel que responde mejor a la tendencia general mostrada por el semivariograma. Los valores de riqueza específica muestran un fuerte incremento en la zona de estancamiento del índice de aridez, o sea, en el ecotono entre ambas regiones biogeográficas.

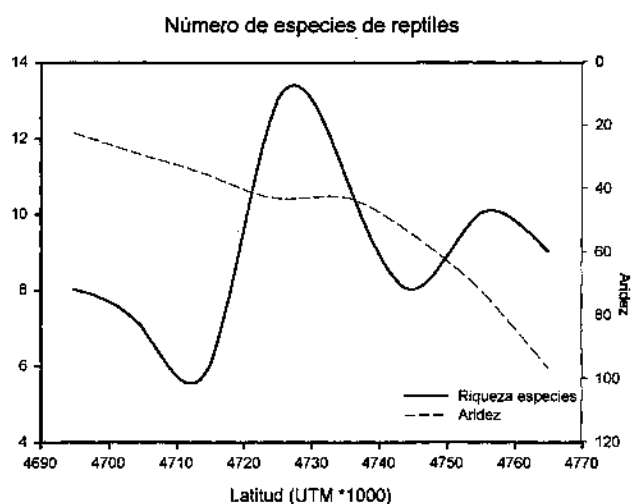


Figura 6. Perfil de sur a norte del número de especies de reptiles, que presentan sus valores más elevados coincidiendo con el ecotono expresado por el estancamiento de los valores de aridez.

Figure 6. A south to north profile of reptiles species richness. Highest values are located in the ecotone expressed by the stagnation of aridity values.

3.4 Comprobación de los resultados obtenidos mediante estadística vectorial

Las direcciones de los vectores medios muestran resultados (Tabla 3) similares a los aportados por los semivariogramas. Tanto mamíferos como aves presentan valores angulares del vector medio próximos a la dirección norte-sur (Figura 7). En el grupo de los reptiles, el vector medio resultante expresa

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Pearson entre la riqueza de especies de los grupos de vertebrados y la latitud, longitud e índice de aridez, y el ángulo del vector medio (θ). Un asterisco expresa una correlación significativa al 0.95 y dos al 0.99

Table 3. Pearson coefficients between species richness of vertebrate groups and longitude (x), latitude (y), aridity and mean vector angle of spatial variance (θ). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

Taxa	x	y	Aridez	θ
Anfibios	0.065	0.211	0.069	42.4
Reptiles	-0.382*	0.109	-0.004	64.7
Mamíferos	0.089	0.480**	0.360	12.5
Aves	-0.371*	-0.715**	-0.773**	10.9

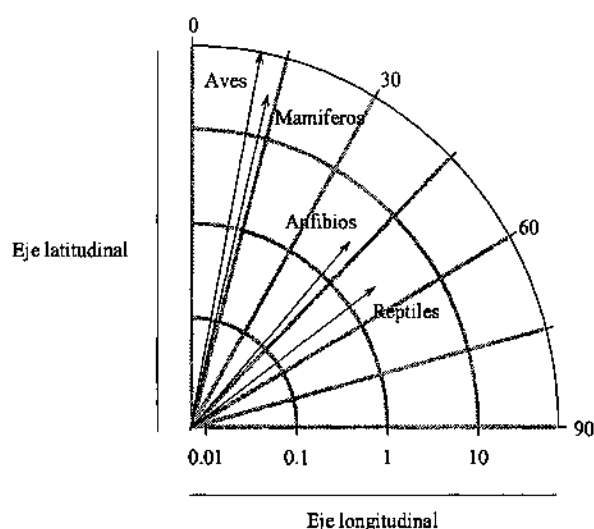


Figura 7. Orientación predominante de las varianzas espaciales del número de especies de los grupos de vertebrados mediante la técnica de los vectores medios (θ).

Figure 7. Angle orientation of spatial variance of species richness using mean vector technique.

la inexistencia de un patrón lineal marcado en las direcciones estudiadas. Por último, los anfibios presentan una tendencia a la existencia de una mayor variabilidad con el cambio en longitud, lo que también expresaba el semivariograma.

Los coeficientes de correlación de Pearson entre la riqueza específica de especies y el cambio biogeográfico muestran que la riqueza específica de anfibios y reptiles no presenta relaciones lineales con la dirección predominante de cambio biogeográfico (Tabla 3). En el sentido longitudinal, mientras los reptiles no tienen relaciones estadísticamente significativas, los anfibios sí,

confirmando así el patrón general mostrado por el semivariograma direccional para este grupo y por el análisis de los vectores medios. Por otro lado, mamíferos y aves presentan correlaciones significativas con el cambio biogeográfico aunque de forma inversa. La riqueza de especies de los primeros crece de sur a norte, mientras que las aves lo hacen de norte a sur. Esta situación confirma la hipótesis de que el número de especies de estos dos grupos en este área cambia principalmente en función de la intensidad de cambio ecológico, más en latitud que en longitud, lo que es un reflejo de la influencia del cambio biogeográfico de lo pirenaico a lo mediterráneo.

4. Conclusiones

En la zona de estudio, situada entre dos regiones biogeográficas, existe un fuerte gradiente ambiental, desde las zonas de alta montaña hasta las áreas semiáridas de las Bardenas. Esta variabilidad bioclimática, que se produce a una escala espacial en la que los procesos derivados de la composición y estructura del paisaje se configuran como los agentes primordiales en la distribución de la biodiversidad (CODY, 1986), conlleva un replanteamiento del marco de relaciones entre los factores ambientales y la distribución de la riqueza específica de vertebrados, por la influencia de los factores de índole biogeográfica.

La transformación ambiental que existe en latitud ha mostrado elevadas correlaciones con los patrones de distribución de la riqueza específica de especies de aves y mamíferos. Ambos grupos presentan la mayor variabilidad del número de especies en la misma dirección en la que se produce el cambio biogeográfico, mientras que no se ha detectado un patrón en el sentido de la longitud. El tamaño de cada uno de los grupos biogeográficos de fauna influye en la dirección en la que aumenta el número de especies, de norte a sur en los mamíferos y de sur a norte en las aves. Por otra parte, anfibios y reptiles han mostrado menores diferencias de varianza espacial entre las dos direcciones analizadas, así como una menor intensidad. El grupo de los reptiles muestra en su semivariograma la influencia de una estructura ambiental, un ecotono biogeográfico, como efecto de la suma en esas cuadrículas de especies pertenecientes a los grupos mediterráneo y atlántico-pirenaico. Esta situación, confirmada por el transecto calculado, hace de la interfase mediterráneo-pirenaica un área de elevada biodiversidad de reptiles. Por lo tanto, el diferente porcentaje de presencia de los grupos biogeográficos en cada uno de los taxones está determinando en parte el patrón de distribución espacial, lo que confirma la influencia de los procesos biogeográficos sobre el desigual reparto de la biodiversidad a mesoescalas en áreas de transición.

Los diferentes patrones de distribución espacial de la riqueza de especies de los grupos de vertebrados están también relacionados con la diferente capacidad de cada taxón para usar el mosaico de recursos que componen el territorio. (WIENS & MILNE, 1989). El comportamiento de las especies viene condicionado, en escalas espacio-temporales diferentes, por patrones ambientales y procesos (GARDNER *et al.*, 1989), por lo que se hace necesario evaluar el mejor rango de escalas en el que un organismo desarrolla su actividad (O'NEILL *et al.*, 1988). En este sentido, los semivariogramas no direccionales han sintetizado el diferente grado de variabilidad espacial de cada uno de los grupos de vertebrados. La menor intensidad de cambio en la variabilidad espacial de anfibios y reptiles es en parte causada por su menor capacidad para utilizar el espacio (FORMAN, 1995; ATAURI & LUCIO, 2001), como consecuencia de una mayor dependencia de microhábitats concretos, cuya disposición geográfica a la escala del presente estudio es de naturaleza aleatoria, lo que favorece la inexistencia de un gradiente continuo de aumento o decrecimiento del número de especies.

Los resultados del presente estudio tienen implicaciones en aspectos metodológicos, conceptuales y de planificación. Los semivariogramas direccionales han mostrado su capacidad para detectar y sintetizar complejos patrones ambientales y biológicos (MEISEL & TURNER, 1998) en las direcciones seleccionadas, ofreciendo un elevado potencial en el desarrollo de análisis direccionales exploratorios o supervisados. Por medio de ellos es posible reducir los efectos de los valores anómalos de riqueza de especies, como consecuencia de características especiales de las cuadrículas, que se aprecian en los perfiles clásicos (CURRIE *et al.*, 1999), y obtener así tendencias generales de distribución de la biodiversidad. La validez de sus resultados ha sido comprobada mediante la utilización de estadística circular y coeficientes de correlación de Pearson.

El efecto que se deriva del cambio biogeográfico implica influencias que deben ser consideradas en futuras modelizaciones del número de especies. Éstas, en áreas de transición, no deberán restringirse a los aspectos de estructura y composición paisajística, sino que habrán de tener en cuenta la posición dentro del gradiente de cambio ecológico. De esta manera es posible desarrollar modelos basados en un conocimiento holístico de los factores que rigen la distribución de la biodiversidad y reducir los problemas asociados con correlaciones no causales, falacias del tipo *non causa pro causa*.

Cada uno de los grupos requiere diferentes estrategias de conservación en función de su diferente capacidad para utilizar los recursos. Los grupos de menor movilidad requieren estrategias centradas en la preservación de sus hábitats específicos mientras que para los mamíferos y las aves se han de tener en cuenta variables de escala regional en las que se incluya la gestión

del paisaje. Por lo tanto, no sólo han de ser considerados los factores específicos de una escala en las estrategias de conservación de la biodiversidad, sino que éstos han de ser integrados en marcos de gestión multiescalares (MILLER *et al.*, 1995).

Agradecimientos. Este trabajo ha sido posible gracias a la colaboración del Departamento de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio y Vivienda del Gobierno de Navarra, que aportó los datos relativos a las variables ambientales y a las bases de datos de vertebrados, así como a la financiación dentro del Contrato-Programa del Gobierno de Navarra con el CSIC para el desarrollo de investigación en materias de medio ambiente en el que se inscribe el proyecto "Cartografía de la diversidad y la heterogeneidad ecológica en Navarra".

Referencias

- ATAURI, J. A. & 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.
- AUSTIN, M. P. & GAYWOOD, M. J. (1994). Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of Vegetation Science*, 5: 473-482.
- BATSCHLET, E. (1981). *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London.
- BELL, S. S.; MCCOY, E. D. & MUSHINSKY, H. R. (1991). *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, 438 pp., London.
- BELLAMY, P. E.; BROWN, N. J.; ENOKSSON, B.; FIRBANK, L. G.; FULLER, R. J.; HIINSLEY, S. A. & 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. & ARONSON, J. (1999). *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, 328 pp., Oxford.
- BÖHNING-GAESE, K. (1997). Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 24: 49-60.
- BONHAM-CARTER, G. F. (1994). *Geographic Information Systems for Geoscientist: modelling with GIS*. Pergamon, 398 pp., Oxford.
- BURROUGH, P. A. & McDONELL, R. A. (1998). *Principles of Geographical Information Systems*. Oxford University Press, 333 pp., Oxford.

- CAREY, P. D. (1996). A cellular automaton for predicting the distribution of species in a changed climate. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5: 217-226.
- CODY, L. M. (1986). Diversity, rarity, and conservation in mediterranean-climate regions. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity* (ed. By M. E. Soulé), Sinauer, Sunderland.
- CRESSIE, N. & HAWKINGS, D. M. (1980). Robust estimation of the variogram. *J. Internat. Assoc. Math. Geol.*, 12 (2): 115-125.
- CRESSIE, N. (1993). *Statistics for spatial data*. Willey, 900 pp., New York.
- CURRAN, P. J. (1988). The semi-variogram in remote sensing: an introduction. *Remote Sensing of Environment*, 24: 493-507.
- CURRIE, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist*, 137: 27-49.
- CURRIE, D. J.; FRANCIS, A. P. & KERR, J. T. (1999). Some general propositions about the study of spatial patterns of species richness. *Ecoscience*, 6 (3): 392-399.
- DAVIDOWITZ, G. R. & ROSENZWEIG, M. 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.
- DE MARTONE, E. (1926). Une nouvelle fonction climatologique: l'indice d'aridité. *La Meteorologie*, 2: 449-459.
- EASTMAN, J. R. (1999). *Guide to GIS and Image Processing*. Clark University, pp. 169, Worcester.
- FARINA, A. (2001). *Landscape Ecology in action*. Kluwer Academic Publishers, 317 pp., Dordrecht.
- FORMAN, R. T. T. (1995). *Land mosaic: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, 632 pp., Cambridge.
- FULLER, R. J.; CHAMBERLAIN, D. E.; BURTON, N. H. K. & 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.
- GARDNER, R. H.; O'NEILL, R. V.; TURNER, M. G. & DALE, V. H. (1989) Quantifying scale dependent effects of animal movement with simple percolation models. *Landscape Ecology*, 3: 217-227.
- GASTON, K. J. (1996). Species richness: measure and measurements. In GASTON, K. J. (ed.) *Biodiversity. A biology of numbers and difference*: 77-113, Blackwell Science.
- GASTON, K. J. (1997). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- GOOVAERTS, P. (1999). Using elevation to aid the geostatistical mapping of rainfall erosivity. *Catena*, 34: 227-242.
- GROSS, J. E.; ZANK, C.; HOBBS, N. T. & SPALINGER, D. E. (1995). Movements rules for herbivores in spatially heterogeneous environments: response to small scale pattern. *Landscape Ecology*, 10: 209-217.

- HEIKKINEN, R. H. & NEUVONEN, S. (1997). Species richness of vascular plants in the subarctic landscape of northern Finland: modelling relationships to the environment. *Biodiversity and Conservation*, 6: 1181-1201.
- HEVESI, J. A.; ISTOK, J. D. & FLINT, A. L. (1992). Precipitation estimation in mountainous terrain using multivariate geostatistics. Part I: Structural Analysis. *Journal of Applied Meteorology*, 31: 661-676.
- HUSTON, M. A. (1994). *Biological Diversity: the Coexistence of Species on Changing Landscapes*, Cambridge University Press, 681 pp., Cambridge.
- JANET, F. (1998). Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *Journal of Vegetation Science*, 9: 733-748.
- JOLY, K. M. & 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.
- MEISEL, J. E. & TURNER, M. G. (1998). Scale detection in real and artificial landscapes using semivariance analysis. *Landscape Ecology*, 13: 347-362.
- MILLER, M. H.; ALLEGRETTI, N.; JOHNSON, N. & JOHNSON, B. (1995). Measure for conservation of biodiversity and sustainable use of its components. In HEYWOOD, V. H. (ed.). *Global Biodiversity Assessment*. UNEP: 915-1063, Cambridge.
- NAVEH, Z. & LIEBERMAN, A. S. (1984). *Landscape Ecology: Theory and Application*. Springer-Verlag, 356 pp., New York.
- O'NEILL, R. V.; MILNE, B. T.; TURNER, M. G. & GARDNER, R. H. (1988). Resource utilization scales and landscape pattern. *Landscape Ecology*, 2: 63-69.
- PARDO-IGUZQUIZA, E. (1998). Comparison of geostatistical methods for estimating the areal average climatological rainfall mean using data on precipitation and topography. *International Journal of Climatology*, 18: 1031-1047.
- PEBESMA, E. J. & WESSELING, C. G. (1997). Gstat: a program for geostatistical modelling, prediction and simulation. *Computers & Geosciences*, 24 (1): 17-31.
- ROSSI, R. E.; MULLA, D. J.; JOURNEL, A. G. & FRANZ, E. H. (1992). Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*, 62: 277-314.
- RUNDEL, P. W.; MONTENEGRO, G. & JAKSIC, F. M. (1998). *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*. Springer, 447 pp., Berlin.
- STOCKWELL, D. & PETERS, D. (1998). The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of GIS*, 13 (2): 143-158.

- TURNER, J. R. G.; LENNON, J. J. & LAWRENSEN, J. A. (1988). British bird distributions and the energy theory. *Nature*, 355: 539-541.
- TURNER, M. G. (1989). Landscape Ecology: the effect of pattern process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 171-197.
- WALLACE, C. S. A.; WATTS, J. M. & YOOL, S. R. (2000). Characterizing the spatial structure of vegetation communities in the Mojave Desert using geostatistical techniques. *Computers & Geosciences*, 26: 397-410.
- WESTERN, A. W.; BLÖSCHL, G. & GRAYSON, R. B. (1998). Geostatistical characterisation of soil moisture patterns in the Tarrawara catchment. *Journal of Hydrology*, 205: 20-37.
- WIENS, J. A.; MILNE, B. T. (1989). Scaling of "landscape" in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology*, 3: 87-96.
- WORLD METEOROLOGICAL ORGANIZATION (1967). A note on climatological normals. *Technical Note*, 84 (ed. by WMO).
- WRIGHT, D. H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41: 496-506.