

APLICACIÓN DE LA TEORÍA DE CAMPOS A LA DEFINICIÓN Y CARTOGRAFÍA DE LAS ÁREAS POTENCIALES FISIOGRAFICO-CLIMÁTICAS DE LAS ESPECIES FORESTALES ESPAÑOLAS

Rafael Alonso Ponce*, Eduardo López Senespleda y Otilio Sánchez Palomares

Unidad de Ecología Forestal. CIFOR-INIA. Ctra. de La Coruña km 7,5. 28040-MADRID (España).
Correo electrónico: ponce@inia.es

Resumen

Se presenta un nuevo enfoque para la elaboración de las áreas potenciales fisiográfico-climáticas de las especies forestales, empleando como caso práctico el enebro o sabina albar (*Juniperus thurifera* L.) en Castilla y León. Se han empleado los datos procedentes de 883 puntos de muestreo, a partir de los cuales se ha obtenido un conjunto de parámetros (fisiográficos y climáticos) y sus correspondientes hábitats para la especie en la comunidad autónoma, siguiendo la ya contrastada metodología empleada en precedentes trabajos de la línea de investigación en la que se enmarca el que nos ocupa. El nuevo planteamiento se basa en la teoría de campos aplicada a la ecología, mediante la definición de una función dependiente de la distancia de Mahalanobis en el espacio paramétrico entre un punto cualquiera del territorio y cada uno de los puntos definitorios del hábitat paramétrico. De esta manera se puede determinar el potencial ecológico para cada punto del territorio, que a su vez puede ser integrado fácilmente en un SIG y por consiguiente ser cartografiado.

Palabras clave: *Potencial ecológico, Distancia de Mahalanobis, Autoecología, Juniperus thurifera*

INTRODUCCIÓN

Los gestores forestales encargados de la restauración de la cubierta vegetal necesitan, entre otros aspectos, conocer de la manera más precisa posible qué especies será adecuado emplear en cada estación a repoblar (SERRADA, 2005). Por tanto resulta primordial interpretar la capacidad de cada especie forestal de interés para adaptarse a las estaciones del territorio donde está ausente, en definitiva, conocer su área de distribución potencial.

El estudio de la autoecología de una especie es paso previo e imprescindible para abordar modelos predictivos del área de distribución

potencial. En la actualidad el empleo generalizado de técnicas estadísticas multivariantes y sistemas de información geográfica (GUISAN & ZIMMERMANN, 2000) permiten emprender trabajos a escala regional con gran agilidad y precisión, sin más que contar con modelos digitales del terreno (MDT) suficientemente fiables. La metodología de caracterización del hábitat de las especies forestales se ha basado tradicionalmente en nuestro país en el empleo de parámetros ecológicos, los cuales son necesarios a su vez para la definición del área potencial de las especies, al calcular estos mismos parámetros en el territorio cuya potencialidad se pretende estudiar (SÁNCHEZ PALOMARES, 2001). Ahora bien,

mientras que el conjunto de los parámetros fisiográficos y climáticos puede derivarse de manera casi inmediata a partir de un MDT, no ocurre lo mismo con los de naturaleza edáfica, por lo que en este trabajo nos referiremos exclusivamente a potencialidad fisiográfica y climática.

Como evaluador numérico de la potencialidad GANDULLO & SÁNCHEZ PALOMARES (1994) propusieron un indicador en el que para cada parámetro definitorio del hábitat se hallaba un índice dependiente de la distancia a su valor medio (si el valor pertenecía al hábitat central) o al umbral (si se encontraba en el hábitat marginal), adoptando como índice global final el menor de entre todos. Esta propuesta se modificó con posterioridad (SÁNCHEZ PALOMARES et al., 2004) mediante el empleo de un indicador de potencialidad de tipo factorial (*IPF*), ya que era resultado del producto de los índices de potencialidad de cada parámetro. Frente a este último, en el presente trabajo se plantea un índice de potencialidad de carácter aditivo (*IPA*) apoyado en la teoría de campos en ecología.

MATERIAL Y MÉTODOS

Datos

Con el fin de ilustrar la metodología aquí presentada se ha empleado un conjunto de 883 parcelas procedentes del tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3) (813) y de un muestreo propio (70), todas en la comunidad autónoma castellano-leonesa, en las que el enebro o sabina albar (*Juniperus thurifera* L.) constituye la especie principal, la segunda o la tercera en área basimétrica. Los parámetros y modelos termopluviométricos empleados han sido los mismos que aplicaron SÁNCHEZ PALOMARES et al. (2004) en la definición del *IPF*. El cálculo de los parámetros e índices para el territorio castellano-leonés se aplicó sobre una malla de 275 m de lado mediante IML/SAS9.0.

Base metodológica

La denominada teoría de campos ecológicos (*ecological field theory*, *EFT* en su versión original inglesa) fue perfilada por WU et al. (1985) con el fin de simular las interacciones entre plantas situadas a cierta distancia unas de otras y

de ahí construir modelos sobre competencia en la lucha por el agua, la luz, los nutrientes, etc. El marco conceptual se fundamenta en la teoría de campos clásica de la física, en la cual se trata de interacciones (eléctrica, gravitacional, etc.) a distancia, y fue desarrollado posteriormente por los mismos autores (WALKER et al., 1989), donde definieron los componentes básicos de sus postulados. La *EFT* ha gozado de múltiples aplicaciones en los últimos años, tanto en el campo ecológico (FERNÁNDEZ et al., 2002; NAKAGIRI & TAINAKA, 2004) como en el forestal aplicado (LI et al., 2000; MIINA & PUKKALA, 2002; SHPILEHTO, 2006).

Todos estos ejemplos de aplicación tienen en común que se desarrollan en el espacio *real* y *euclídeo*. En el presente capítulo se perfila la adaptación del marco conceptual de la *EFT* a un espacio *p*-dimensional en el que cada eje (parámetro) no es necesariamente ortogonal al resto, y en el que cada observación (parcela) constituye la base para el cálculo de la potencialidad o aptitud de una estación para una especie. De este modo se pretende dar relevancia a las unidades muestrales y simultáneamente tener en consideración las correlaciones existentes entre parámetros, comparando finalmente el resultado con el método de SÁNCHEZ PALOMARES et al. (2004).

Conceptos previos

En la metodología del *IPF*, el hábitat central quedaba definido por los umbrales superior (*US*) e inferior (*UI*), es decir, las observaciones comprendidas entre los percentiles 10 y 90 de la distribución de cada parámetro. En nuestra propuesta, el hábitat central pasa a llamarse *hábitat central ampliado*, y se define como el *hipervolumen del espacio p-dimensional definido por los puntos situados a una distancia al centro de gravedad (de todos ellos) menor que la del percentil 80 en la distribución de distancias (d_c)*. El calificativo ampliado se debe a que siempre va a ser mayor o igual que el hábitat central definido desde el enfoque unidimensional, y la diferencia entre ambos se interpretará como la porción del hábitat marginal (definido con el enfoque univariable) en la que presumiblemente los efectos de compensación entre parámetros permiten *aliviar* la condición de marginalidad.

Indicador aditivo de potencialidad (IPA)

Análogamente a como se planteó en la EFT, consideraremos que cada una de las observaciones definidoras del hábitat posee una cierta carga ecológica capaz de generar un campo ecológico dentro de su área de influencia (*dominio*), dependiente exclusivamente de la distancia. Para esta última debe emplearse la de MAHALANOBIS (1936), ya que son previsible fuertes correlaciones existentes entre parámetros. La forma de cuantificar la influencia del conjunto de observaciones en cada punto del espacio paramétrico será mediante una función monótona decreciente con la distancia (*función de potencial*) y que varíe entre 0 y 1. Así, el potencial creado en cualquier punto del espacio paramétrico por cada una de las parcelas pertenecientes al hábitat central ampliado será

$$f_C(d) = e^{-\left(\frac{d}{b_C}\right)^2}$$

donde d es la distancia de Mahalanobis entre la observación y el punto del espacio paramétrico donde se desea calcular su potencial, y b es un parámetro arbitrario (en nuestro caso se hizo $b = 5$) que denominaremos *alcance*, ya que hace que $f(d)$ se ensanche más o menos y por tanto varíe el valor del potencial para un mismo valor de d . Por su parte, las parcelas que se hallen fuera del *hábitat central ampliado* ($d > d_C$), crean un potencial definido por

$$f_M(d) = e^{-\left(\frac{d}{b_M}\right)^2}$$

$$b_M = \frac{b_C}{1 + (d_i - d_C)} \quad \text{donde.}$$

De esta forma, para la observación que se encuentre justo en el umbral del hábitat central ampliado, $b_M = b_C$, mientras que cuando su distancia d_i al centro de gravedad de todas las observaciones sea mayor que d_C , $b_M < b_C$, con lo que su alcance y de ahí el potencial en el espacio paramétrico a su alrededor serán menores.

Así pues, el índice de potencialidad en un punto cualquiera del espacio paramétrico será la suma (de ahí el calificativo de *aditivo*) de los potenciales que sobre él inducen todos y cada uno de los puntos definidores del hábitat, es decir,

$$IPA = \frac{1}{C + M} \left[\sum_{j=1}^C f_C(d_j) + \sum_{k=1}^M f_M(d_k) \right]$$

donde C es el número de observaciones que determinan el hábitat central ampliado, y M el de las que determinan el hábitat marginal. El hecho de dividir por el número total de observaciones ($C+M$) tiene como única finalidad que el índice varíe siempre entre 0 y 1, con lo cual puede ser empleado en la comparación de hábitats definidos por distinto número de parcelas.

RESULTADOS

Como ejemplo ilustrativo de la repercusión que la existencia de correlaciones entre parámetros tiene sobre los índices de potencialidad, y como justificación del uso de la distancia de Mahalanobis en el índice aditivo, en las figuras 1-3 se muestran los gráficos en los que se ha calculado el *IPA* a partir de una submuestra aleatoria de 20 observaciones y para dos parámetros altamente correlacionados, la precipitación anual y la temperatura anual. Es notable cómo la función de potencialidad se estrecha al no emplear la distancia euclídea, dejando con valores de aptitud muy bajos a puntos del plano paramétrico aparentemente cercanos a la nube de observaciones, por salirse de la tendencia reflejada en el coeficiente de correlación entre los dos parámetros. En la figura 2 se presentan los mismos cálculos pero a partir de un conjunto muestral simulado en el que se han modificado los valores de temperatura y precipitación para hacer descender drásticamente el coeficiente de correlación. Así se puede comprobar que el uso de la distancia de Mahalanobis o de la euclídea arrojan resultados muy similares. Por último, en la figura 3, se pueden contemplar los gráficos de la función de potencialidad factorial (*IPF*) correspondientes a las mismas submuestras (muy correlacionadas (a), y muy poco correlacionadas (b)). Las diferencias son muy notables, expandiéndose las altas potencialidades por regiones del plano paramétrico a las que el *IPA* asigna valores casi nulos.

Empleando las dos metodologías mencionadas (*IPA* e *IPF*) se ha generado la cartografía correspondiente a las áreas potenciales de *J. thu-*

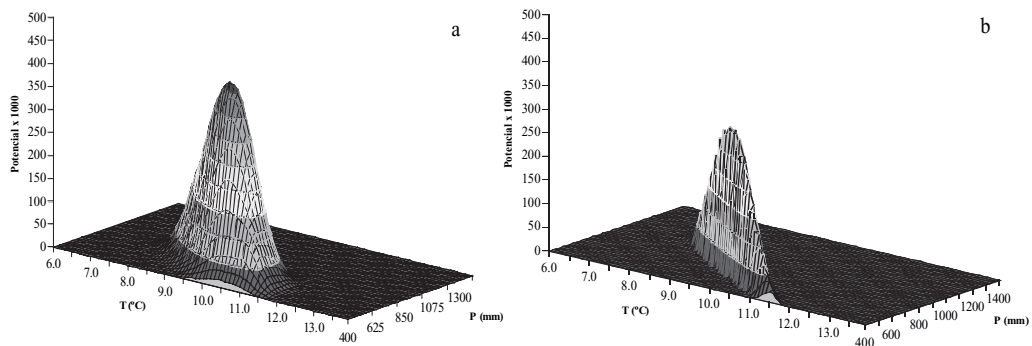


Figura 1. Ejemplo de cálculo del índice de potencialidad IPA en un espacio paramétrico bidimensional de ejes muy correlacionados, empleando la distancia euclídea (a) o la de Mahalanobis (b)

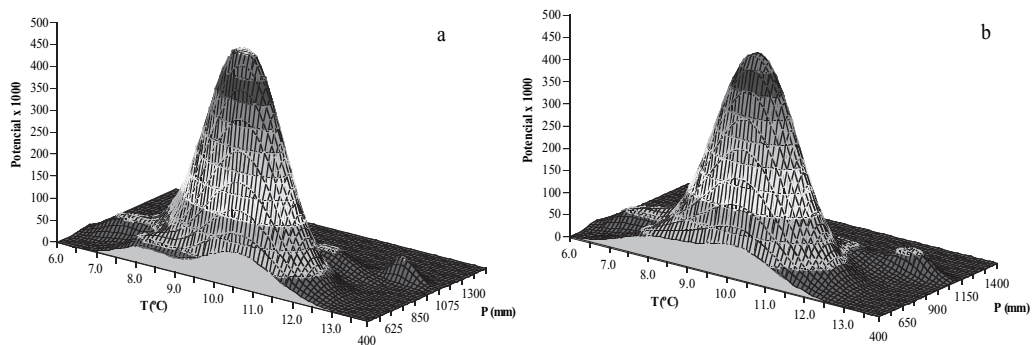


Figura 2. Ejemplo de cálculo del índice de potencialidad IPA en un espacio paramétrico bidimensional de ejes muy poco correlacionados, empleando la distancia euclídea (a) o la de Mahalanobis (b)

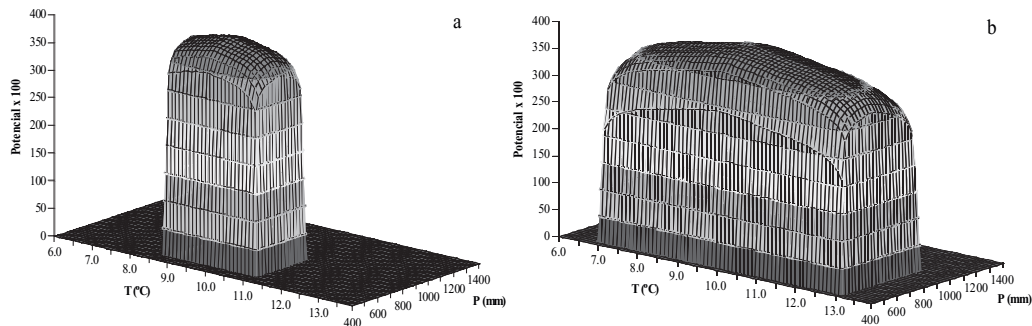


Figura 3. Ejemplo de cálculo del índice de potencialidad IPF en un espacio paramétrico bidimensional de ejes muy correlacionados (a) o poco correlacionados (b)

rifera en Castilla y León (Figura 4). Para que la representación cartográfica sea clara y pueda ser utilizada de forma práctica, se han de establecer clases de potencialidad. Tras varios ensayos, se han adoptado las que se corresponden aproximadamente con los cuartiles de las distribuciones (Tabla 1). El límite inferior de la clase baja de potencialidad para *IPA* tiene su origen en que es el valor que obtendría un punto coincidente con una observación definidora del hábitat pero muy aislada respecto a las demás, con lo cual el potencial que recibiría dicho punto (la unidad, puesto que $f(0) = 1$) provendría únicamente de dicha observación, con lo que $IPA = 1/883 = 0,0011$.

En la tabla 2 se presenta el reparto superficial (en km²) del área potencial fisiográfico-climática, por clases y provincias según los dos índices propuestos. En el conjunto de las cuatro clases de potencialidad ambos métodos arrojan una superficie total casi idéntica, no siendo así por provincias o por clases. Se puede afirmar, a la vista de los resultados, que el grueso del área potencial global (sin distinción de clases) es coincidente salvo en dos aspectos; por un lado el *IPF* predice amplias zonas potenciales de clase baja por la montaña leonesa, ausentes según *IPA*. Y por otro, el *IPA* extiende zonas de potencialidad media y baja por el sudoeste palentino, adentrándose ade-

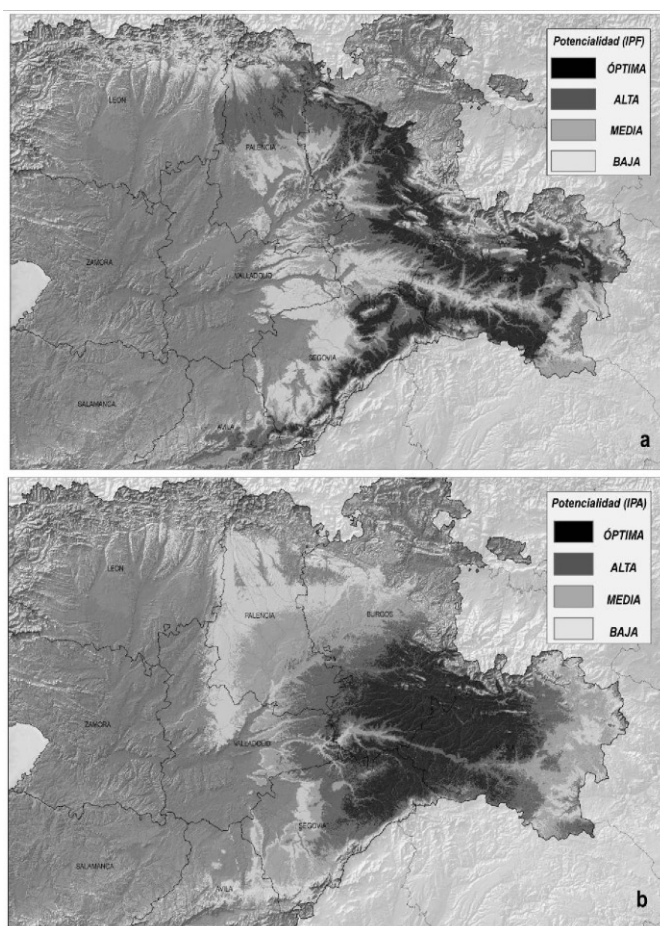


Figura 4. Áreas potenciales fisiográfico-climáticas de *J. thurifera* en Castilla y León según el índice factorial *IPF* (a) y según el índice aditivo *IPA* (b)

Valor de IPF	Valor de IPA	Clase	Denominación
$IPF \geq 3,85$	$0,25 \leq IPA < 1,00$	1	Potencialidad óptima
$3,75 \leq IPF < 3,85$	$0,10 \leq IPA < 0,25$	2	Potencialidad alta
$3,65 \leq IPF < 3,75$	$0,01 \leq IPA < 0,10$	3	Potencialidad media
$IPF < 3,65$	$0,0011 \leq IPA < 0,01$	4	Potencialidad baja

Tabla 1. Clases de potencialidad para los dos índices propuestos

Provincia	IPF					IPA				
	Clase 1	Clase 2	Clase 3	Clase 4	Total	Clase 1	Clase 2	Clase 3	Clase 4	Total
Ávila	63,5	658,2	203,5	113,8	1039,0	0,0	0,0	64,7	523,9	588,6
Burgos	2314,4	3112,3	1516,7	1299,3	8242,7	3004,8	1957,2	1917,8	1122,5	8002,3
León	0,1	168,3	180,1	1072,9	1421,4	0,0	0,0	0,5	295,3	295,8
Palencia	124,8	2416,7	1626,1	1346,1	5513,7	22,9	801,9	2185,0	2945,5	5955,2
Segovia	1234,3	1184,1	765,9	1726,4	4910,7	1443,6	1604,7	1494,7	892,9	5435,9
Soria	3116,2	2798,1	1827,6	1254,9	8996,9	3462,5	2385,9	2405,9	1168,7	9423,0
Valladolid	0,0	5,7	328,9	1083,2	1417,7	59,7	734,8	828,9	1008,8	2632,3
Castilla y León	6853,2	10343,4	6448,8	7896,7	31542,1	7993,5	7484,5	8897,4	7957,7	32333,1

Tabla 2. Reparto superficial (km²), por provincias, de las clases de potencialidad fisiográfico-climática para *Juniperus thurifera* en Castilla y León, según los dos índices considerados

más en los Montes Torozos de Valladolid, que resultaron extramarginales según *IPF*.

DISCUSIÓN

La adaptación de la teoría de campos ecológicos ha permitido introducir mejoras en la cuantificación en *continuum* de la potencialidad del territorio con respecto a las especies forestales. Por un lado, la adopción de las observaciones (parcelas) como elementos fundamentales de cálculo sustenta el posterior análisis sobre hechos ciertos y contrastados, como son los *lugares* (reales y paramétricos) donde habita la especie. En segundo lugar, la preeminencia dada a las observaciones deja el camino expedito para abordar el problema de la *similitud ecológica* con un enfoque multivariante, más coherente con el planteamiento general de los trabajos autoecológicos. De esta manera, el que un único valor paramétrico pueda estar alejado del hábitat no relega necesariamente la estación a la extramarginalidad, como ocurre con el índice factorial, ya que éste no contempla probables fenómenos de compensación (RUBIO &

SÁNCHEZ PALOMARES, 2006). Además, las interrelaciones paramétricas que subyacen bajo dichos fenómenos son manejadas mediante el uso de la distancia de Mahalanobis, de manera que puedan excluirse de las altas potencialidades estaciones cuyo vector de parámetros se escape de la tendencia general del hábitat marcada por la matriz de correlaciones. Este punto es particularmente substancial en el caso de *J. thurifera*, dadas las fuertes y masivas correlaciones encontradas en el grupo de parámetros climáticos (ALONSO PONCE, 2007).

Otro atributo provechoso a nuestro juicio es el carácter aditivo del índice *IPA*, gracias a lo cual es factible derivar dos propiedades ventajosas. Por un lado permite *premiar* aquellas regiones del espacio paramétrico en las que la concentración de observaciones es mayor: parece razonable pensar que esa situación es fruto de la mayor aptitud del hábitat definido. Y por otro posibilita que una función, definida adecuadamente, reste la contribución que las observaciones más alejadas de la nube de puntos, definidoras del hábitat marginal, aportan al potencial creado en cada punto del espacio paramétrico. Estas dos propiedades, unidas a la inte-

gración de las interrelaciones existentes entre parámetros en el cálculo del potencial constituyen tres ventajas con respecto a planteamientos análogos de la distribución potencial de especies vegetales y animales. Así, los procedimientos conocidos como BIOCLIM (BUSBY, 1991), HABITAT (WALKER & COCKS, 1991) o DOMAIN (CARPENTER et al., 1993) otorgan el mismo peso a todas las observaciones definidoras del hábitat, independientemente de su condición más o menos marginal (se limitan a establecer distintos niveles de potencialidad según se excluyen percentiles más amplios de la distribución de los parámetros) y no contemplan la anisotropía que debe poseer la distancia en un espacio de ejes no ortogonales. Desde un punto de vista computacional, el cálculo de IPA es más complejo que en BIOCLIM, muy parecido al indicador de potencialidad de GANDULLO & SÁNCHEZ PALOMARES (1994), o ligeramente superior al de DOMAIN, que emplea la métrica de Gower en el espacio euclídeo (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998), pero es sensiblemente más sencillo que el método de las envolventes convexas de HABITAT, las cuales son prácticamente imposibles de abordar con ordenadores convencionales para dimensiones superiores al plano (GARCÍA LÓPEZ & ALLUÉ, 2003). A modo orientativo, para nuestro espacio paramétrico de 14 dimensiones y el hábitat definido por 883 observaciones, un ordenador con un procesador de 3,4GHz y 2Gb de RAM calculó unos $4 \cdot 10^5$ registros-hora⁻¹, es decir, unas tres horas para toda Castilla y León a la precisión adoptada.

Las características del índice aditivo se traducen el caso que nos ocupa en una gran capacidad para incluir las estaciones actuales en las clases más elevadas de potencialidad, además para producir áreas continuas y de transición más gradual entre clases. Así, *IPF* clasifica un buen número de parcelas del IFN3 con *J. thurifera* como de potencialidad baja (resultados no mostrados) y sin embargo la encina aparece mucho más frecuentemente en las óptimas, mientras que por el contrario *IPA* coloca al propio *J. thurifera* como la segunda especie más frecuente en la clase de óptima de potencialidad.

Otro ejemplo de la distinta idoneidad que *IPA* e *IPF* otorgan al territorio es la gran exclusión que este último aplica a las zonas cercanas a los

grandes ríos. El descenso tanto en altitud como en pendiente provoca un drástico descenso en el valor del índice que, aun estando rodeados de áreas de alta u óptima potencialidad, envía a gran parte de dichos terrenos a las clases medias, bajas o incluso extramarginales. Esta característica, poco deseable no sólo por las discontinuidades que produce en la cartografía sino porque de hecho en esas vegas es frecuente encontrar enebros adultos, a menudo magníficos (por ejemplo en Morales, Soria, en la vega del Duero), o pujantes regenerados (como en Hortigüela, Burgos, junto al Arlanza), es corregida en gran medida por *IPA*. Simétricamente, en algunas sierras, como la de Cabrejas (Soria) o las Peñas de Cervera (Burgos), donde *J. thurifera* habita hasta sus puntos más elevados, el índice aditivo mantiene potencialidades óptimas y altas hasta casi las cumbres, cosa que no consigue el factorial. Puede resumirse lo anterior en que *IPF* produce cartografía que en ocasiones recuerda demasiado a mapas topográficos, lo que, sin restar la indudable influencia que la altitud ejerce sobre la distribución de las especies vegetales, puede enmascarar otro tipo de gradientes.

Por las mismas razones expuestas en el párrafo anterior, *IPA* corrige en buena medida el salto de potencialidad óptima a extramarginal que se da en Burgos, en la divisoria de las cuencas del Duero y del Ebro, o de alta a extramarginal en León, en el paso de la cuenca del Duero centro-oriental a la del Duero occidental. Estos tránsitos bruscos tienen su origen en el cambio del modelo climático empleado (SÁNCHEZ PALOMARES et al., 1999).

BIBLIOGRAFÍA

- ALONSO PONCE, R.; 2007. *Autoecología paramétrica de Juniperus thurifera L. en Castilla y León*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid.
- BUSBY, J.R.; 1991. BIOCLIM - A bioclimate analysis and prediction system. In: C.R. Margules & M.P. Austin (eds.), *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis*. CSIRO. Melbourne.
- CARPENTER, G.; GILLINSON, A.N. & WINTER, J.; 1993. DOMAIN: a flexible modeling proce-

- ture for mapping potential distributions of plants, animals. *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.
- FERNÁNDEZ, C.; ACOSTA, F.J.; ABELLÁ, G.; LÓPEZ, F. & DÍAZ, M.; 2002. Complex edge effect fields as additive processes in patches of ecological systems. *Ecol. Model.* 149: 273-283.
- GANDULLO, J.M. & SÁNCHEZ PALOMARES, O.; 1994. *Estaciones ecológicas de los pinares españoles*. ICONA. Madrid.
- GARCÍA LÓPEZ, J.M. & ALLUÉ, C.; 2003. Aplicación de la teoría de la envolvente convexa a la mejora del sistema fitoclimático Allué-Andrade. *Ecología* 17: 329-343.
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N.E.; 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135(2-3): 147-186.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L.; 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science B.V. Amsterdam.
- LI, B.L.; WU, H.-I. & ZOU, G.; 2000. Self-thinning rule: A causal interpretation from ecological field theory. *Ecol. Model.* 132(1-2): 167-173.
- MAHALANOBIS, P.C.; 1936. On the generalized distance in statistic. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 2: 49-55.
- MIINA, J. & PUKKALA, T.; 2002. Application of ecological field theory in distance-dependent growth modelling. *Forest Ecol. Manage.* 161(1/3): 101-107.
- NAKAGIRI, N. & TAINAKA, K.; 2004. Indirect effects of habitat destruction in model ecosystems. *Ecol. Model.* 174(1-2): 103-114.
- RUBIO, A. & SÁNCHEZ PALOMARES, O.; 2006. Physiographic and climatic potential areas for *Fagus sylvatica* L. based on habitat suitability indicator models. *Forestry* 79(4): 439-451.
- SÁNCHEZ PALOMARES, O.; 2001. Los estudios autoecológicos paramétricos de especies forestales. Modelos digitales. En: SECF-Junta de Andalucía (ed.), *Actas del III Congreso Forestal Español. Montes para la sociedad del nuevo milenio*. Coria Gráficas. Sevilla.
- SÁNCHEZ PALOMARES, O.; SÁNCHEZ SERRANO, F. & CARRETERO, M.P.; 1999. *Modelos y cartografía de estimaciones climáticas termopluriométricas para la España peninsular*. INIA. Madrid.
- SÁNCHEZ PALOMARES, O.; RUBIO, A. & BLANCO, A.; 2004. Definición y cartografía de las áreas potenciales fisiográfico-climáticas de hayedo en España. *Inv. Agrar.: Sist. Rec. For.* Fuera de serie: 13-62.
- SERRADA, R.; 2005. La calidad de las repoblaciones forestales y repoblaciones forestales de calidad. En: SECF-Gobierno de Aragón (ed.), *Libro de Resúmenes, Conferencias y Ponencias. IV Congreso Forestal Español*. CD-Rom. Imprenta Repes, S.C. Zaragoza.
- SIIPILEHTO, J.; 2006. Height distributions of Scots pine sapling stands affected by retained tree and edge stand competition. *Silva Fennica* 40(3): 473-486.
- WALKER, J.; SHARPE, P.J.H.; PENRIDGE, L.K. & WU, H.; 1989. Ecological field theory: the concept and field tests. *Vegetatio* 83: 81-95.
- WALKER, P.A. & COCKS, K.D.; 1991. HABITAT: a procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecol. Biogeog.* 1: 108-118.
- WU, H.; SHARPE, P.J.H.; WALKER, J. & PENRIDGE, L.K.; 1985. Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants. *Ecol. Model.* 29: 215-243.