

# El viento y la dispersión de las plantas



## CONCEPTOS BASICOS

- La disponibilidad de datos tomados por satélites y la aplicación de métodos de análisis espacial permiten hoy resolver problemas que antes no podían someterse a experimentación.
- Mediante el análisis conjunto de datos eólicos y botánicos clásicos se han puesto a prueba varias hipótesis sobre la semejanza florística entre lugares del hemisferio sur.
- Los resultados muestran que la dispersión eólica es el mecanismo que mejor explica la semejanza entre floras de lugares muy alejados entre sí para musgos, hepáticas, líquenes y helechos.



*A la dispersión eólica cabe atribuir  
la sorprendente semejanza entre  
las floras del hemisferio sur*

Angel M. Felicísimo y Jesús Muñoz

**E**l conocimiento científico avanza a través de hipótesis que se van confirmando o se rechazan en el crisol de la experimentación. Pero abundan las hipótesis que, sin estar contrastadas, han generado numerosos estudios. Las causas son diversas: la complejidad del fenómeno, la escala espacial y temporal o la simple falta de datos. Hace unos años nos planteamos abordar una de esas cuestiones sin contrastar. El problema, aunque debatido durante más de 150 años, carecía de soporte empírico: ¿a qué se debe la semejanza o diferencia de las floras observadas en diferentes lugares del planeta? Si examinamos la composición florística de distintos lugares del mundo encontramos parecidos y diferencias. Algunas áreas comparten la mayoría de las especies; otras, presentan una composición específica distinta del resto.

Los reinos vegetales clásicos representan las grandes tendencias de la flora más conspicua. A pesar de su reducido tamaño, Sudáfrica constituye por sí misma un reino (Capense) en razón de su peculiaridad. Su conexión con el resto del continente africano no le ha impedido mantener una identidad propia. Pero reinos, regiones y demás clases son la representación del fenómeno, no su explicación. Es necesario hallar —y demostrar— un mecanismo que explique la distribución de las especies.

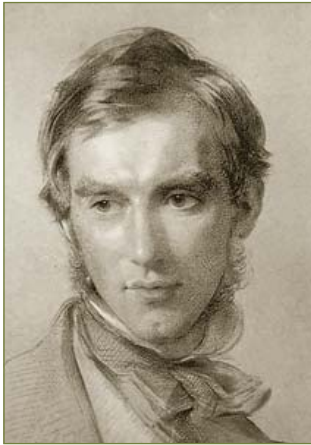
### Las tres hipótesis

Se han propuesto tres explicaciones del fenómeno: la “hipótesis de la vicarianza”, la “dispersión a larga distancia” y la “hipótesis geodésica”.

La hipótesis de la vicarianza fue avanzada, en los años setenta, por León Croizat, Gareth Nelson y Donn E. Rosen para explicar la filogenia. Proponía que las semejanzas y diferencias actuales de floras y faunas dependían de la historia geológica de los continentes.

En el hemisferio sur, hace unos 135 millones de años (finales del Jurásico), los continentes actuales, hasta entonces unidos en el supercontinente Gondwana, comenzaron a separarse. Los movimientos tectónicos de grandes bloques de corteza terrestre continúan hoy; Australia se desplaza unos 5 centímetros cada año. Cuando se separan dos bloques, las poblaciones quedan aisladas y evolucionan de forma independiente, diferenciándose poco a poco.

Según la hipótesis de la vicarianza, las floras de dos lugares se parecerán más cuanto más reciente sea la separación geológica de éstos. Si se produjo la separación hace mucho tiempo, las floras habrán dispuesto de mayores posibilidades de evolución y especiación divergentes. Si la separación es reciente, las poblaciones habrán permanecido conectadas genéticamente durante más tiempo; ambos lugares compartirán, pues, un número mayor de especies.



1. JOSEPH DALTON HOOKER propuso ya a mediados del siglo XIX el viento como mecanismo de dispersión para explicar la presencia de organismos en las islas que visitó durante su viaje antártico. Retrato de George Richmond, 1855.

## Los autores

**Angel Manuel Felicísimo**, doctor en biología por la Universidad de Oviedo, centra su investigación en el desarrollo de modelos espaciales y su aplicación a problemas biológicos y ambientales. Trabaja en el Departamento de Expresión Gráfica de la Universidad de Extremadura. **Jesús Muñoz**, doctor en biología por la Universidad Autónoma de Barcelona, se dedica a la sistemática y biodiversidad de musgos, en el Real Jardín Botánico de Madrid. Es también investigador asociado del Jardín Botánico de Missouri, en Saint Louis.

La hipótesis de “dispersión a larga distancia” propone que algunas especies son transportadas por el viento hasta miles de kilómetros de la zona de origen. El proceso permite la colonización de lugares muy alejados. El mecanismo es aplicable a especies cuyos individuos son ligeros y a las que pueden propagarse mediante pequeños fragmentos. Quedan excluidas las especies vegetales con semillas voluminosas y pesadas, y las aves que pueden oponerse al viento como albatros o petreles.

¿Cómo se refleja el efecto de los vientos? La eficacia del viento para conectar áreas geográficas distantes depende de su velocidad y sentido. Dos lugares, aunque alejados entre sí, estarán conectados cuando exista un flujo de viento fuerte que lleve directamente del uno al otro. De forma inversa, dos lugares próximos pueden hallarse aislados, si no existe viento o cuando la dirección del mismo sea perpendicular a la línea que los une. Ello explicaría la presencia de especies comunes en lugares que nunca han estado próximos geográficamente.

Una diferencia relevante entre las dos hipótesis anteriores atañe al aspecto temporal. La primera (vicarianza) parte de la idea de que la distribución de las especies depende, en esencia, de un proceso histórico de millones de años. La segunda (dispersión a larga distancia), en cambio, defiende que son mecanismos recientes los que mejor explican dicha distribución: la semejanza florística guardaría una estrecha relación con los patrones de flujo de vientos, patrones que son contemporáneos.

Según la “hipótesis geodésica”, el parecido florístico entre dos lugares será una función inversa de la distancia entre ellos. Estas distancias cambian debido a la deriva continental; de ahí que la hipótesis incluya también el factor histórico. No niega la conexión eólica, pero da por supuesto que la resultante de los flujos no tiene un componente direccional preferente: a medio o largo plazo, el viento conecta todo con todo, de modo que la probabilidad de propagación depende sólo de la distancia.

Las dos primeras hipótesis constituyen objeto de debate desde hace decenios. La tercera se propuso en fecha más reciente (2001); apenas si se ha reflexionado sobre la misma. Nos propusimos comprobar si alguna de ellas explicaba la semejanza florística observada en un conjunto de lugares del hemisferio sur muy lejanos entre sí.

En nuestra concepción del trabajo científico, la “verosimilitud” es un término estadístico: los buenos argumentos son convenientes pero no suficientes, por lo que resulta imprescindible comparar y contrastar con la realidad (datos experimentales) los resultados predichos por cada hipótesis (datos teóricos).

## El escenario

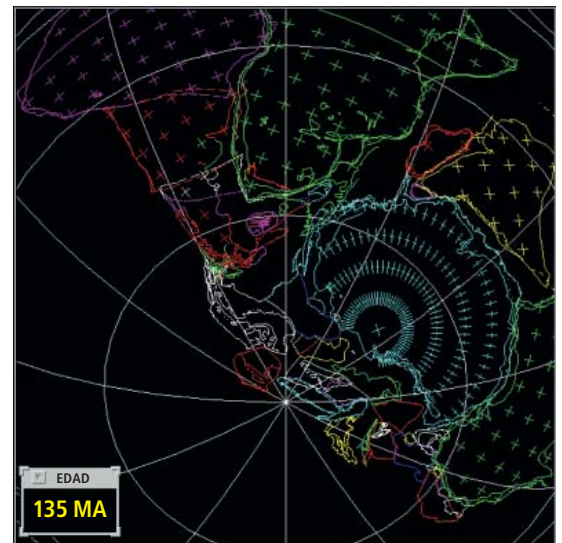
La zona elegida para el experimento se extendía entre la costa del continente Antártico y los 30° de latitud sur, alrededor de un 25 por ciento de la superficie de la Tierra mayoritariamente cubierta por océanos. En esa amplia zona elegimos 27 lugares, sobre los cuales había datos biológicos suficientes para realizar los análisis. Una parte correspondía a zonas continentales, pero la mayoría eran islas oceánicas.

El hemisferio sur ofrece un escenario de experimentación privilegiado. Por un lado, comprende zonas de muy diversas edades geológicas, desde muy antiguas hasta recentísimas surgidas por vulcanismo o movimientos tectónicos. Algunas formaron parte de Gondwana; otras no. Por otra parte, las localidades se hallan aisladas por el mar, lo que elimina la posibilidad de un transporte por etapas que aumentaría de forma notable el ruido en el experimento.

## Los actores

Elegimos cuatro grupos taxonómicos bien representados en la zona: musgos, hepáticas, líquenes y helechos. Los briófitos (musgos y hepáticas), junto con los líquenes, poseen la capacidad de dispersarse mediante fragmentos. Esta forma de reproducción asexual facilita la colonización porque incluso fragmentos minúsculos pueden ser viables si las condiciones climáticas y edáficas en el destino son favorables. Además, los fragmentos son más resistentes que las esporas a las duras condiciones ambientales en que puede producirse la dispersión (bajas temperaturas o intensa radiación ultravioleta).

Los helechos, en cambio, se dispersan a través de esporas. El método dificulta extraordinariamente la colonización, ya que para



FUENTE: "LIFE AND LETTERS OF SIR JOSEPH DALTON HOOKER", POR LEONARD HUXLEY, LONDRES, JOHN MURRAY, 1918



cerrar el ciclo reproductivo deben coincidir en el espacio y en el tiempo dos gametófitos de sexo distinto.

## Los datos

Recopilamos y procesamos cuatro tipos de datos: biológicos, geológicos, eólicos y geográficos. Los datos biológicos consistieron en listas de presencia (o ausencia) de las especies; se elaboraron a partir de la bibliografía preexistente y de peticiones a expertos. A partir del número de especies comunes, o no, se construyó una matriz de semejanza para cada grupo taxonómico (las matrices se obtienen mediante el índice de Ochiai, que se calcula a partir de una tabla de especies presentes o ausentes en cada par de lugares). La fiabilidad de los índices de semejanza florística es función, entre otros factores, del número de especies incluidas. En nuestro estudio se analizaron un total de 1851 especies: 601 musgos, 597 hepáticas, 597 líquenes y 192 helechos.

Los datos geológicos corresponden al tiempo que llevan separadas las localidades estudiadas. El índice de similitud es inversamente proporcional a este tiempo. Valores próximos a 0 indican una separación temprana (en nuestro caso, unos 135 millones de años); valores próximos a 1 revelan una separación reciente. A las islas volcánicas, que nunca formaron parte de Gondwana, se les asignó un tiempo de separación infinito (índice de similitud cero). Si la hipótesis de la vicarianza fuera cierta, esta matriz de semejanza geológica guardaría una estrecha relación con las matrices de semejanza florística.

Para comprobar la hipótesis de dispersión por viento es necesario calcular la conectividad eólica entre las localidades. Los datos básicos provienen del QuikSCAT, un satélite lanzado por la NASA en junio de 1999. En este satélite

viaja SeaWinds, un sensor que mide los vientos oceánicos; para ello envía desde su órbita, a 803 kilómetros de altura, breves pulsos de microondas sobre la superficie terrestre y recoge sus ecos. Se sabe que la superficie del mar es tanto más rugosa cuanto mayor es la velocidad del viento. Y una superficie rugosa dispersa en mayor medida que otra lisa las señales de microondas. Por tanto, puede emplearse la intensidad del eco recibido, que depende de la rugosidad de la superficie marina, para estimar la velocidad del viento en ese momento.

Disponemos de datos diarios de viento que cubren el 90 por ciento de la superficie terrestre. (El Laboratorio de Propulsión a Chorro de la NASA los pone a disposición pública y gratuita en Internet a través del centro de distribución PO.DAAC, de "Physical Oceanography Distributed Active Archive Center".) La resolución temporal es, por tanto, muy buena. Con todo, debido a las trayectorias orbitales, quedan sin cubrir ciertas áreas oceánicas en forma de husos, orientados norte-sur. El inconveniente se resuelve con la combinación de datos de un mínimo de tres días consecutivos.

Utilizamos la totalidad de los datos de viento disponibles en el momento del trabajo, es decir, casi cuatro años de información diaria: desde junio de 1999 hasta marzo de 2003. En la actualidad, seguimos recogiendo y agregando datos con una periodicidad semestral.

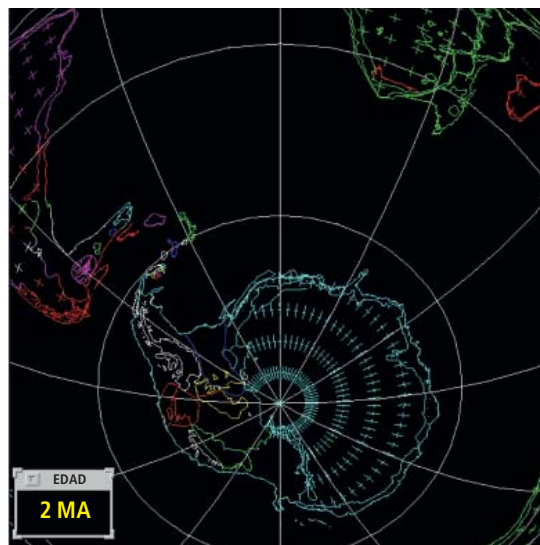
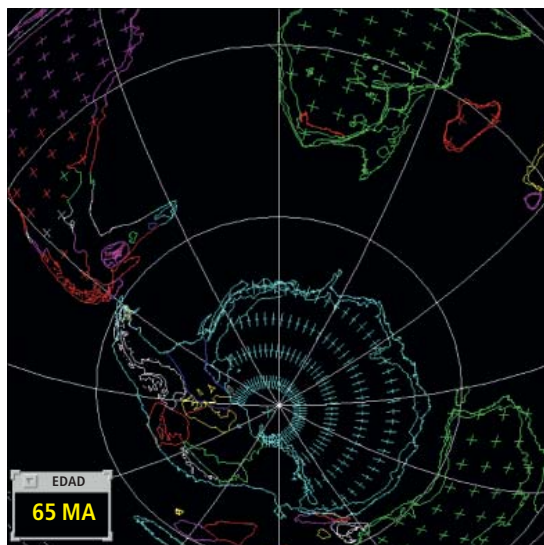
Sin embargo, los datos de viento no nos permitían calcular directamente los valores de conectividad entre los lugares estudiados. Mediante un método de cálculo que operaba sobre campos de vectores, obtuvimos los modelos de coste anisotrópico.

## Modelos de coste

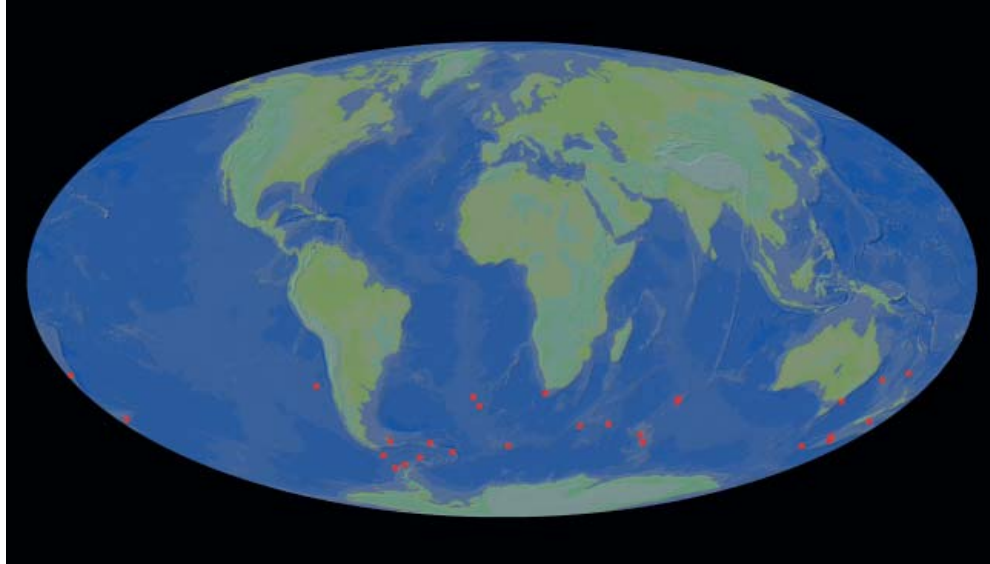
Un modelo de coste es, en esencia, un mapa donde cada punto del terreno tiene un valor

**2. HACE 135 MILLONES DE AÑOS, en la transición del Jurásico al Cretácico, los actuales continentes del hemisferio sur se hallaban unidos en el supercontinente Gondwana.**

La fragmentación de Gondwana hizo que las grandes placas de corteza terrestre se desplazaran de forma lenta y continua en un proceso que continúa en la actualidad. La placa de lo que hoy es la India (que chocó luego con Eurasia) estaba unida a Madagascar, Africa y la Antártida. La fragmentación afectó primero a la unión con estas dos últimas (hace unos 120 millones de años). La separación de la India y Madagascar se produjo hace unos 85 millones de años. Según la hipótesis vicariáncista, la semejanza de las floras es función inversa del tiempo de separación de las placas ya que, una vez separadas, la especiación se realiza de forma independiente por la falta de intercambio genético entre las poblaciones.



### 3. UBICACION de las 27 localidades incluidas en el estudio.



**4. LOS MODELOS DE COSTE** indican la resistencia que debemos vencer para ir de un punto a otro. Cuanto menor sea el coste de un punto, más conectado estará con el resto. Las imágenes corresponden a Sudáfrica (*arriba*) y a la isla de Auckland (*abajo*), a mediados de noviembre de 2003 (*columna derecha*) y enero de 2004 (*columna izquierda*). Las zonas en negro corresponden a tierra o, alrededor de la Antártida, a hielo. La conectividad varía entre 0 (mínimo, azul oscuro) y 1 (máximo, naranja); es adimensional.

que representa el coste o resistencia que supone ir desde un origen a ese punto. Supongamos que queremos recorrer en bicicleta una ruta de 20 kilómetros en tres días consecutivos. El camino es llano, pero no recto. El primer día el viento está en calma. Tardamos 60 minutos. El esfuerzo es constante ya que, en ausencia de viento, no depende de la dirección de nuestro movimiento. Se habla entonces de un “coste isotrópico”: el esfuerzo no depende de la dirección del movimiento.

El segundo día, en cambio, sopla un viento del norte moderado y constante, de 6 metros por segundo. Nuestro esfuerzo es entonces irregular, ya que depende de la dirección de avance. Si vamos hacia el sur, el viento reduce el coste; si vamos hacia el este o el oeste, no nos afectará; pero si nos dirigimos hacia el norte, el viento se opondrá a nuestro avance, incrementando el esfuerzo. Este segundo caso ofrece un ejemplo de “coste anisotrópico”, es decir, dependiente de la dirección del movimiento. El tiempo invertido puede ser mayor

o menor que en el caso isotrópico, ya que depende de la suma de esfuerzos en todos los tramos del trayecto.

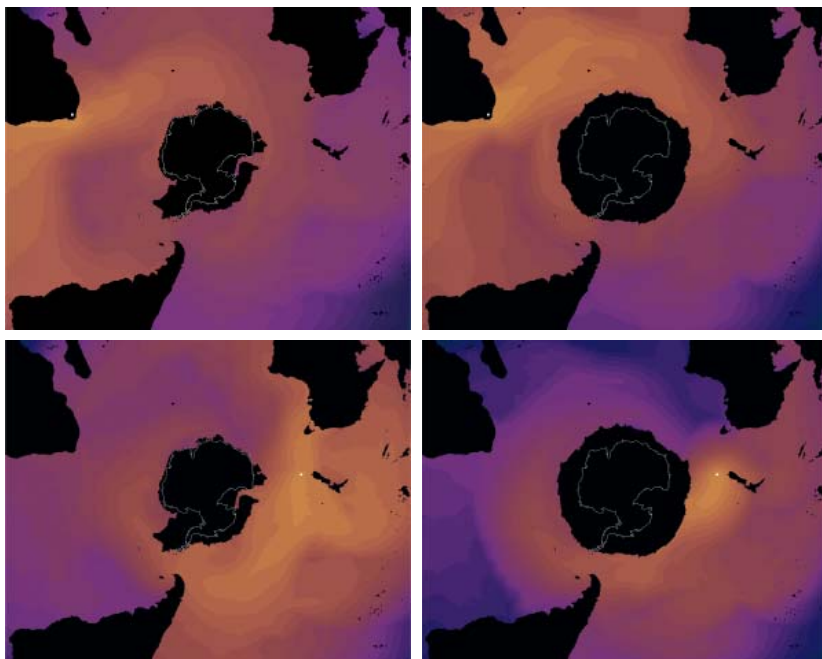
El tercer y último día, el viento sopla con velocidad y dirección cambiantes. Como en el caso anterior, el esfuerzo total debe integrarse tramo a tramo; sin embargo, ahora depende también del momento de salida. La dificultad del trayecto puede cambiar con el tiempo, ya que el viento también lo hace: donde en un momento se oponía al movimiento, puede facilitararlo algo más tarde.

La hipótesis de la dispersión a larga distancia sería análoga al caso anterior (viento de velocidad y dirección cambiantes), salvo en la intervención de los actores (esporas y fragmentos son viajeros “pasivos”). Calculamos el coste mínimo de llegar desde cada localidad hasta las demás a través del campo de vientos. El coste será bajo (y la conectividad elevada), si los vientos se dirigen de una localidad a la otra a velocidades altas. Vientos suaves y con direcciones inadecuadas aumentarán el coste.

A partir de ese principio, estimamos la conectividad entre los lugares estudiados. Calculamos los modelos de coste desde cada uno de los 27 posibles orígenes al resto de localidades. Para ello, utilizamos un sistema de información geográfica (SIG), repitiendo el análisis a intervalos de 10 días durante los casi cuatro años de medidas disponibles. Obtuvimos así 139 conjuntos de 27 modelos de coste, que representaban la conectividad entre cada una de las 27 localidades seleccionadas y el resto de la zona en estudio.

Dada la variabilidad del viento, era previsible que las conectividades entre dos localidades divergieran a lo largo del tiempo. A modo de síntesis de la serie temporal, se construyó una matriz que recogía los valores de máxima conectividad observada entre cada par de localidades para el período 1999-2003.

Por fin, se calcularon los datos de distancia geográfica entre las 27 localidades. Estos datos no plantearon problemas, ya que obe-







decían a fórmulas geodésicas simples y bien conocidas.

Obtuvimos un conjunto de matrices de semejanzas entre las localidades analizadas. Las cuatro primeras reflejaban la semejanza florística para los cuatro grupos taxonómicos estudiados. Otra correspondía a la semejanza esperada de acuerdo con la hipótesis de la vicarianza. Una más sintetizaba la conectividad por vientos de 1999 a 2003. La última matriz expresaba la proximidad geográfica. El siguiente paso consistiría en medir la asociación entre las matrices florísticas y las que representaban a cada una de las tres hipótesis.

### Métodos estadísticos

El objetivo del proceso estadístico es medir el grado de asociación entre las matrices de semejanza. Entre las opciones estadísticas disponibles utilizamos una técnica que se componía de dos etapas: escalamiento multidimensional y transformación de Procrustes.

El escalamiento multidimensional permite elaborar mapas a partir de matrices de semejanza o, sus inversas, las distancias. Un ejemplo aclarará el concepto. Supongamos que disponemos de las distancias en kilómetros por carretera entre cinco ciudades. Organizamos las distancias en forma de matriz y sometemos ésta a un escalamiento multidimensional. Se obtiene, para cada ciudad, un par de coordenadas que la representan gráficamente en un mapa. Las localizaciones se calculan de forma que respeten al máximo las distancias originales.

Aplicamos esa técnica a todas las matrices: la de semejanza florística, la de conectividad eólica, la de semejanza debida a la vicarianza y la de proximidad geográfica. Obtuvimos así los correspondientes mapas, tridimensionales.

Utilizamos el escalamiento multidimensional porque disponíamos de una técnica idónea para la comparación de mapas, la transformación de Procrustes. Esta técnica superpone dos mapas e intenta, mediante gi-

**5. CUATRO GRUPOS TAXONÓMICOS** han centrado este estudio sobre la distribución de especies vegetales: helechos (a), hepáticas (b), líquenes (c) y musgos (d). Los helechos forman, junto con los equisetos (colas de caballo), los pteridófitos. Musgos y hepáticas son las dos clases que forman los briófitos. Los líquenes resultan de la simbiosis entre algas y hongos.



ros, traslaciones y cambios de escala, ajustarlos lo mejor posible. Los residuos, un elemento estadístico, expresan el éxito de la operación; pueden emplearse para estimar el grado de asociación entre las matrices que dieron origen a los mapas.

Se aplicó la transformación de Procrustes a todos los pares de mapas de semejanza florística con la conectividad máxima, la distancia geográfica y los tiempos de separación geológica.

### Resultados

Los resultados corresponden a los valores de ajuste entre las matrices y su significación estadística. La significación estadística se expresa mediante  $P$ , la probabilidad de que los ajustes observados se deban al azar, es decir, de que no reflejen relaciones reales entre las matrices originales. Volviendo al caso de las ciudades españolas, la significación del ajuste obtenido

mediante la transformación de Procrustes es de 0,005. Ello significa que la probabilidad de que el ajuste observado se deba al azar y no a una relación real es de sólo un 0,5 por ciento. O, dicho de otra forma, si creásemos las matrices de distancias y tiempos con números aleatorios, sólo en 5 de cada mil casos obtendríamos una relación como la observada. La significación en este caso es, por tanto, muy satisfactoria.

Comparamos los valores de  $P$  para las tres hipótesis estudiadas. La más verosímil sería la que presentase mayor significación (menor valor de  $P$ ). Los resultados mostraron que la hipótesis de la dispersión a larga distancia por el viento presentaba unos valores de ajuste notablemente significativos y siempre mayores que las hipótesis alternativas. Sólo en el caso de los helechos, la distancia geográfica mostraba una significación estadística equivalente.

## ¿COMO SE MIDEN LOS VIENTOS OCEANICOS?



Satélite QuikSCAT

La escaterometría mide el viento mediante el envío de pulsos de microondas (radar) sobre la superficie del mar y el registro de la difusión de sus ecos. La difusión depende de la rugosidad de la superficie marina y ésta, a su vez, de la velocidad del viento. Por tanto, la intensidad del eco, que depende de la rugosidad, puede utilizarse para estimar la velocidad del viento en ese instante.

### LABORATORIO ESPACIAL

Los datos escaterométricos proceden del satélite QuikSCAT, lanzado por la NASA el 19 de junio de 1999 desde California. En él viaja SeaWinds, un sensor que mide la velocidad y dirección del viento a baja altura sobre los océanos. Este tipo de datos arroja luz sobre las interacciones entre la atmósfera y el mar, las corrientes oceánicas y fenómenos cíclicos, como El Niño.

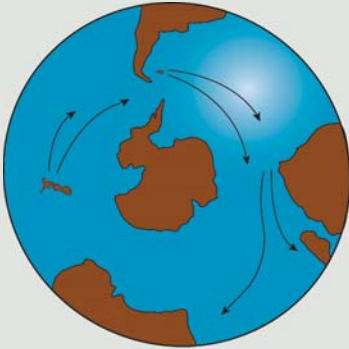
SeaWinds barre el océano en trayectorias espirales mediante el envío de pulsos del radar de 13,4 gigahertz con una frecuencia de 189 ciclos por segundo y 110 watt de potencia. La dirección del viento se determina buscando el ángulo más consistente con varias mediciones de retorno de pulsos polarizados tomadas en ángulos distintos. Los vectores de viento se estiman con un error de unos 2 metros por segundo (velocidad), 20 grados (dirección) y 25 kilómetros (resolución espacial).

Las nubes son transparentes a las microondas, por lo que los escaterómetros pueden trabajar en un amplio rango de condiciones meteorológicas y en cualquier momento del día o la noche.

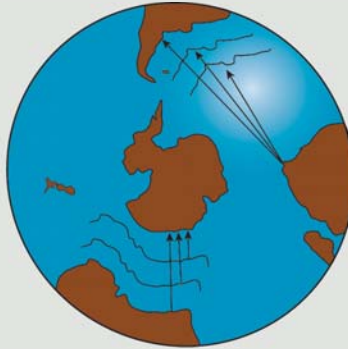
Cuanto mayor sea la velocidad del viento, mayor será la rugosidad de la superficie del mar y menor la intensidad del eco recibido por el sensor.

# COMPARACION DE HIPOTESIS

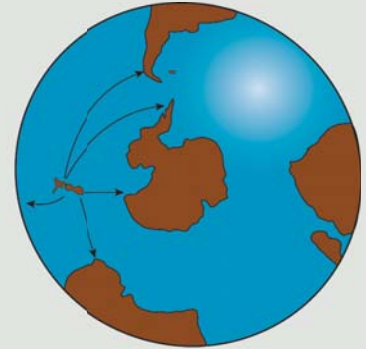
Existen tres hipótesis que explican la distribución de las especies: la hipótesis de la vicarianza, la dispersión eólica a larga distancia y la hipótesis geodésica. Para averiguar cuál es la más verosímil, se han analizado las descripciones que éstas ofrecen de la distribución de musgos, hepáticas, líquenes y helechos en una amplia región antártica. Se han comparado los valores de  $P$ , que mide la aleatoriedad del ajuste entre teoría y realidad. A menor valor de  $P$ , mayor significación estadística y, por tanto, mayor verosimilitud.



**DISPERSION EOLICA:** La semejanza florística depende de los patrones de flujo de vientos.



**VICARIANZA:** Las floras de dos lugares se parecerán más cuanto más reciente sea la separación geológica entre éstos.



**GEODESICA:** La semejanza entre floras de dos lugares es función inversa de la distancia entre ellos.

	EOLICA	VICARIANZA	GEODESICA
MUSGOS	0,004	0,201	0,112
HEPATICAS	0,004	0,110	0,062
LIQUENES	0,003	0,367	0,260
HELECHOS	0,003	—	0,003

## EL PODER DEL VIENTO

La hipótesis ganadora es la de dispersión eólica a larga distancia: presenta unos valores de ajuste notablemente significativos y siempre mayores que las hipótesis alternativas ( $P$  es menor que un 5 por mil, *naranja*). La hipótesis de la vicarianza no explica la semejanza florística en ningún caso. (No ha podido evaluarse en los helechos al no poder incluir datos en las zonas antárticas y un número elevado de islas subantárticas.) La hipótesis geodésica ofrece un buen ajuste sólo en el caso de los helechos.

La hipótesis de la vicarianza no logró explicar la semejanza de los tres primeros grupos taxonómicos estudiados. No pudimos incluir los helechos en este análisis por una razón: el número de localidades que pertenecieron a Gondwana y donde este grupo se halla presente ahora es muy restringido. (El clima impide el desarrollo de helechos en la Antártida y en las islas subantárticas.) Al no poder incluir tales localidades en los análisis, el tamaño de la muestra se reducía excesivamente. Insistiremos aquí en que una parte de las islas es de origen volcánico y reciente, por lo que la vicarianza nunca podría explicar la presencia actual de las especies; las islas en cuestión nunca formaron parte de Gondwana.

La hipótesis geodésica, basada en la distancia actual, se ajustó bien sólo en el caso de los helechos. En el resto, la significación estadística fue siempre mucho menor que la correspondiente a la dispersión eólica.

En resumen, el estudio respalda la hipótesis de la dispersión eólica a larga distancia como factor determinante de la semejanza florística en los grupos analizados. Asimismo, se muestra

que la vicarianza no constituye un mecanismo explicativo de la presencia o ausencia de las especies actuales, aunque tal vez sí pueda aplicarse a niveles taxonómicos superiores.

¿Podemos extrapolar esos resultados a la totalidad de la flora y fauna? Obviamente, no. La dispersión pasiva por el viento opera sólo en organismos livianos y que no son transportados por voladores activos (como los parásitos de aves). Sin embargo, el viento puede seguir siendo un factor determinante en la dispersión de grupos animales y vegetales como insectos diminutos, algas de agua dulce y hongos, entre otros.

En consecuencia, nuestro trabajo seguirá en un futuro dos líneas complementarias. Primero, realizaremos el mismo análisis con nuevos grupos taxonómicos, de flora y de fauna. Y en segundo lugar, mediremos la distancia genética entre distintas poblaciones de especies presentes en muchas de las localidades analizadas. Comprobaremos entonces si las distancias genéticas guardan relación con la conectividad por vientos o con la distancia geográfica.

## Bibliografía complementaria

SCATTEROMETRY. A. C. M. Stoffelen en *Electronic Theses and Dissertations*. Utrecht University, 1998. <<http://www.library.uu.nl/digiarchief/dip/diss/01840669/inhoud.htm>>

DISPERSAL ECOLOGY. J. M. Bullock, R. E. Kenward y R. S. Hails. Blackwell Publishing; Oxford, 2002.

Página sobre la misión QuikScat de la NASA-Laboratorio de Propulsión a Chorro <<http://winds.jpl.nasa.gov>>