

A E E T

ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTREEcosistemas 22(3):12-20 [Septiembre-Diciembre 2013]
Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.03Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.

MONOGRÁFICO:

Modelos ecológicos: descripción, explicación y predicción

ecosistemas

REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access

disponible en www.revistaecosistemas.net

Métodos de máxima verosimilitud en ecología y su aplicación en modelos de vecindad

L. Gómez-Aparicio^{1,*}, J.M. Ávila¹, L. Cayuela²

(1) Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), CSIC, Avenida de Reina Mercedes 10, 41012 Sevilla, España.

(2) Área de Biodiversidad y Conservación. Universidad Rey Juan Carlos I, Tulipán s/n, 28933, Móstoles, España.

* Autor de correspondencia: L. Gómez-Aparicio [lorenag@irnase.csic.es]

> Recibido el 31 de octubre de 2013, aceptado el 09 de diciembre de 2013.

Gómez-Aparicio, L., Ávila, J.M., Cayuela, L. 2013. Métodos de máxima verosimilitud en ecología y su aplicación en modelos de vecindad. *Ecosistemas* 22(3):12-20. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.03

Métodos de máxima verosimilitud en ecología y su aplicación en modelos de vecindad. Los métodos de máxima verosimilitud (MMV) ofrecen un marco alternativo a la estadística frecuentista convencional, alejándose del uso del p-valor para el rechazo de una única hipótesis nula y optando por el uso de las verosimilitudes para evaluar el grado de apoyo en los datos a un conjunto de hipótesis alternativas (o modelos) de interés para el investigador. Estos métodos han sido ampliamente aplicados en ecología en el marco de los modelos de vecindad. Dichos modelos usan una aproximación espacialmente explícita para describir procesos demográficos de plantas o procesos ecosistémicos en función de los atributos de los individuos vecinos. Se trata por tanto de modelos fenomenológicos cuya principal utilidad radica en funcionar como herramientas de síntesis de los múltiples mecanismos por los que las especies pueden interactuar e influenciar su entorno, proporcionando una medida del efecto per cápita de individuos de distintas características (ej. tamaño, especie, rasgos fisiológicos) sobre los procesos de interés. La gran ventaja de aplicar los MMV en el marco de los modelos de vecindad es que permite ajustar y comparar múltiples modelos que usen distintos atributos de los vecinos y/o formas funcionales para seleccionar aquel con mayor soporte empírico. De esta manera, cada modelo funcionará como un "experimento virtual" para responder preguntas relacionadas con la magnitud y extensión espacial de los efectos de distintas especies coexistentes, y extraer conclusiones sobre posibles implicaciones para el funcionamiento de comunidades y ecosistemas. Este trabajo sintetiza las técnicas de implementación de los MMV y los modelos de vecindad en ecología terrestre, resumiendo su uso hasta la fecha y destacando nuevas líneas de aplicación.

Palabras clave: coeficientes de interacción; comparación y selección de modelos; efectos especie-específicos, modelos espacialmente explícitos.**Gómez-Aparicio, L., Ávila, J.M., Cayuela, L. 2013. Maximum likelihood methods and their application in neighbourhood models. *Ecosistemas* 22(3):12-20. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.03**

Maximum likelihood methods and their application in neighbourhood models. Maximum likelihood methods (MLM) offer an alternative framework to the traditional frequentist approach of data analysis, where the use of p-values to reject a single null (usually trivial) hypothesis is replaced by the use of likelihoods to evaluate the support in the data for a set of alternative working hypotheses of scientific relevance. These methods have been widely applied in the ecological framework of the neighbourhood models. These models use a spatially-explicit approach to describe demographic or ecosystem processes as a function of the attributes of neighbouring plants. They are therefore phenomenological models that serve as a tool of synthesis of the multiple mechanisms by which species can interact and modify its immediate environment, offering an estimate of the per-capita influence of individuals of different characteristics (e.g. size, species, functional traits) on the processes of study. A fundamental advantage of applying MMV in the framework of the neighbourhood models is that it allows fitting and comparing multiple models that use contrasting neighbour attributes and/or functional forms to select the one with the largest empirical support. In this way, each model works as a "virtual experiment" to answer questions related with the magnitude and spatial extent of the effects of different coexisting species and their potential implications for the function of communities and ecosystems. This paper reviews the use of MMV and neighborhood models in terrestrial ecology, synthesizing the state of the art and emphasizing new avenues of application.

Keywords: interaction coefficients, model comparison, model selection, spatially-explicit models, species-specific neighbour effects.

Introducción

Los métodos de máxima verosimilitud (MMV) han sido tradicionalmente utilizados en el campo de la estadística para realizar estimaciones puntuales y de intervalos. Sin embargo, la aplicación de los principios de verosimilitud (Edwards 1992) a otras disciplinas científicas es algo mucho más reciente. En ecología en concreto, el uso de los MMV ha cobrado importancia en los últimos años, consolidándose como una alternativa sólida a los test de hipótesis convencionales (Hilborn y Mangel 1997, Johnson y Omland 2004; Hobbs y Hilborn 2006). Aunque el método de máxima verosimilitud

en su forma más simple es un proceso de estimación de parámetros (*maximum likelihood estimation*, MLE) que compara entre diferentes estimadores puntuales para uno o varios parámetros de un modelo, el marco alternativo que ofrecen los MMV enfatiza realmente otra cosa: el proceso de identificación y selección de modelos entre un conjunto de modelos alternativos (múltiples hipótesis de trabajo, *sensu* Chamberlain 1890). Este enfoque choca frontalmente con la aproximación frecuentista tradicional de una única hipótesis nula. Mientras que los valores p utilizados en estadística frecuentista no ofrecen una medida directa del apoyo de los datos a otras hipótesis alternativas, las verosimilitudes (o

más comúnmente, el logaritmo de éstas) utilizados en los MMV pueden ser calculados para todo un conjunto de modelos alternativos y un continuo de valores para los parámetros, y ofrecen una medida explícita del apoyo de los datos a cualquier modelo propuesto por el investigador.

Los MMV son particularmente útiles para el análisis de procesos ecológicos complejos en los que la hipótesis nula de “no efecto” tiene poco valor, existiendo todo un conjunto de hipótesis alternativas de interés para el investigador. Estos métodos han sido ampliamente utilizados -aunque no de forma específica- en el marco de los modelos de vecindad (*neighbourhood models*). Dichos modelos usan una aproximación espacialmente explícita para describir procesos demográficos de plantas (ej. establecimiento de plántulas, crecimiento de árboles) o procesos ecosistémicos (ej. mineralización de nitrógeno, dispersión de hojarasca) en función de los atributos de las plantas vecinas (comúnmente su abundancia, tamaño, identidad y/o distribución espacial) (Canham y Uriarte 2006). En esencia, los modelos de vecindad son un reconocimiento explícito del papel clave que la configuración espacial de los organismos juega como determinante de los procesos ecológicos (Dieckmann et al. 2000), particularmente en las poblaciones de plantas, donde su carácter sésil condiciona un futuro inevitablemente unido a las características de su entorno inmediato. El objetivo de este trabajo es ofrecer una visión general del marco de trabajo que ofrecen los MMV para proponer, comparar y seleccionar modelos (como hipótesis alternativas) con base en la robustez de la evidencia que ofrecen los propios datos, y mostrar las ventajas de su aplicación al estudio de las dinámicas de vecindad en comunidades de plantas.

Los MMV en cuatro pasos

La aplicación de los MMV se puede resumir en cuatro pasos: (1) especificación de uno o varios modelos alternativos; (2) estimación de parámetros por máxima verosimilitud; (3) comparación de modelos; y (4) evaluación del mejor o mejores modelos (Canham y Uriarte 2006). El primer paso requiere de la propuesta por parte del investigador de una serie de modelos científicos que permitan explicar la variable respuesta observada en función de uno o varios predictores. También es necesario especificar una estructura apropiada para modelar la distribución de los errores (parte estocástica del modelo, ϵ). Este primer paso es crucial, ya que el éxito del estudio dependerá de que dichos modelos sean interesantes y permitan avanzar el conocimiento del fenómeno estudiado, lo cual requiere frecuentemente de un conocimiento profundo del sistema de estudio por parte del investigador.

El segundo paso consiste en la estimación de los parámetros de cada uno de los modelos propuestos. Existen varios algoritmos que permiten buscar los mejores parámetros para un modelo propuesto, ya sea utilizando métodos de optimización local (ej. Gauss-Newton, mínimos cuadrados reponderados de forma iterativa [IRLS de sus siglas en inglés]) o métodos de optimización global como el enfriamiento simulado (*simulated annealing*, Goffe et al. 1994). Sin entrar en detalles sobre cómo proceden unos u otros métodos todos tienen en común que buscan una solución óptima para los estimadores de los parámetros del modelo maximizando la función de verosimilitud, esto es, maximizando la probabilidad de que todos y cada uno de los valores observados para la variable respuesta estén dentro de una función de distribución de errores definida a priori y centrada en el valor predicho por el modelo. Estos métodos de estimación de parámetros no son únicos de los MMV y son utilizados frecuentemente en test de hipótesis frecuentistas en el marco, por ejemplo, de los modelos lineales generalizados (GLM de sus siglas en inglés) o los modelos aditivos generalizados (GAM de sus siglas en inglés). Lo que confiere su nombre a los MMV es por tanto la comparación de modelos alternativos por medio de la verosimilitud, que constituye el tercer paso en la aplicación de los MMV.

Para decidir cuál o cuáles de los modelos propuestos explican mejor nuestros datos existen distintas posibilidades. Una opción es comparar la verosimilitud de dos modelos alternativos utilizando

tests frecuentistas, como el test del cociente de verosimilitud (*likelihood ratio test*, LRT). Sin embargo, estos tests sufren los mismos inconvenientes y limitaciones que los tests de hipótesis tradicionales (Johnson y Omland 2004; Hobbs y Hilborn 2006), y además siguen limitando la posibilidad de comparar simultáneamente toda una batería de modelos alternativos. Otra opción mucho más flexible y frecuentemente utilizada es el uso de criterios de información, como el criterio de información de Akaike (AIC de sus siglas en inglés; Akaike 1973, 1992) o el criterio de información bayesiano (BIC de sus siglas en inglés), que resumen cómo de bien se ajusta cada modelo a los datos (máxima verosimilitud) penalizando, según el principio de parsimonia, por el número de parámetros que tenga el modelo (Schwarz 1978, Burnham y Anderson 2004). Esto es, si dos modelos se ajustan igual de bien a los datos, siempre se elegirá el modelo más sencillo. La fórmula del AIC es:

$$AIC = -2 \log(L) + 2k \quad (1)$$

donde k es el número de parámetros y L es la verosimilitud del modelo. Por tanto, cuanto mayor sea la verosimilitud y/o menor sea el número de parámetros del modelo, menor será el AIC. ¿Cómo se decide entonces cuál o cuáles de los modelos propuestos son los mejores? Es suficiente con ordenar todos los modelos de menor a mayor AIC (o cualquier otro criterio de información) y calcular la diferencia en AIC (ΔAIC) entre el mejor modelo y cualquiera de los otros modelos (i.e. $\Delta AIC = 0$ para el mejor modelo). Por convenio, si esta diferencia es de más de diez puntos se considera que hay evidencia suficiente para decir que el modelo con el menor AIC es mejor modelo, mientras que si difieren en menos de dos puntos se considera que no hay soporte empírico suficiente para decir que un modelo sea mejor que otro (Burnham y Anderson 2002). Si las diferencias de AIC son de entre 2 y 10 puntos, es difícil concluir nada, por lo que es necesario posicionarse sobre qué umbral de corte se va a utilizar, dependiendo de si se opta por una visión más o menos conservadora. Si como resultado de esta comparación se concluye que hay más de un mejor modelo, se puede optar por la técnica del promediado de modelos para combinar los resultados de modelos alternativos y ofrecer una estima más robusta de parámetros (Neuman 2003; Wintle et al. 2003). En principio se puede comparar cualquier conjunto de modelos siempre y cuando se cumplan las siguientes condiciones: (i) la variable respuesta (y) es idéntica en todos ellos; (ii) los modelos se construyen y ajustan utilizando el mismo número de observaciones; y (iii) la estructura de distribución de los errores es idéntica en todos los modelos. Ello es porque los criterios de información se calculan a partir de la verosimilitud (L), que depende tanto del número de observaciones como de la función de distribución de errores utilizada.

Una vez que el mejor o mejores modelos han sido identificados, el paso final requiere de la evaluación del modelo en términos de ajuste del mismo, posibles sesgos y error de predicción. Este último paso del proceso es importante desde el punto de vista de que los índices de selección de modelos (ej. AIC) permiten identificar un mejor modelo entre aquellos formulados por el investigador, incluso cuando todos los modelos formulados sean de poco valor predictivo (i.e. “malos” modelos). Por tanto, es necesario utilizar índices complementarios (ej. R^2 , pseudo- R^2) que informen sobre la bondad de ajuste del mejor modelo seleccionado, así como gráficos de evaluación de los residuos para comprobar la idoneidad de la función de distribución de errores seleccionada, entre otros.

¿Cómo implementar los MMVs?

Para utilizar MMVs no es necesario, en principio, utilizar software muy sofisticado. Todo depende de cómo de complejos sean los modelos científicos propuestos. Relaciones lineales entre la variable respuesta y los predictores, o relaciones fácilmente linealizables mediante transformaciones de la variable respuesta (i.e. especificación de una función de vínculo) pueden ser modeladas fácilmente con GLMs (ej. modelo logístico, Fig. 1). Modelos científicos

más complejos, como por ejemplo aquellos en donde la relación entre la respuesta y los predictores se ajusta más a una función gaussiana, log-normal o Weibull (Fig. 1), o con estructuras de errores muy específicas (ej. distribuciones normales donde la varianza aumenta en proporción a la media) requerirán de otras herramientas. Hasta hace poco, estos modelos más complejos se escribían en su totalidad en lenguajes de programación como C o Fortran, incluyendo la formulación de los algoritmos de búsqueda de la solución óptima. Sin embargo, existen en la actualidad paquetes estadísticos que permiten ajustar modelos científicos tan complejos como queramos con total flexibilidad. Entre ellos destaca el paquete de R 'likelihood' (Murphy 2012), que permite la formulación de modelos científicos y estructuras de distribución de errores "a la carta", además de utilizar métodos de optimización global como el enfriamiento simulado (*simulated annealing*), que aunque son computacionalmente más intensivos, ofrecen una solución más robusta a la estimación de parámetros (Goffe et al. 1994).

Los modelos de vecindad en ecología terrestre: estado de la cuestión

El hecho de que las plantas son influenciadas por los individuos vecinos es una vieja idea en ecología. Así, si realizamos una búsqueda dentro de la literatura científica ecológica sobre el uso de la palabra "vecino" (*neighbour*) encontraremos miles de artículos que se remontan a la década de los 50 (Fig. 2a). Los primeros artículos preocupados por la distribución de los vecinos usaron medidas de distancia, frecuentemente al vecino más cercano, para describir patrones de distribución de especies (Clark y Evans 1954, Thompson 1956) y detectar procesos de competencia intra-específica por los recursos (Pielou 1962). Poco a poco, la complejidad del tratamiento de la vecindad fue creciendo para incorporar la competencia inter-específica (Trenbath y Harper 1973), considerar el efecto de más de un vecino (Fowler 1984), o ahondar en la importancia relativa de distintos atributos de los vecinos (ej. altura, distancia, distancia²) como determinantes de sus efectos (Weiner 1984).

Los primeros artículos que usan explícitamente el término "vecindad" (*neighbourhood*) en ecología datan sin embargo de finales de los 70 – principios de los 80 (Mack y Harper 1977, Antonovics y Levin 1980, Weiner 1982, Pacala y Silander 1985), momento a partir del cual su uso en ecología se dispara (Fig. 2b). Antonovics y Levin (1980), en su artículo seminal sobre las consecuencias ecológicas y genéticas de los procesos de regulación denso-dependiente en poblaciones naturales de plantas, introdujeron el concepto de "vecindad ecológica" (*ecological neighbourhood*) para referirse al espacio circular alrededor de una planta más allá del cual los procesos denso-dependientes son inexistentes. Este concepto tiene aspectos en común con el término de "zona de influencia" acuñado a finales de los 60 en ecología forestal para el estudio de procesos de competencia entre individuos arbóreos (Opie 1968, Bella 1971), pero trata de ser inclusivo a todos los procesos ecológicos y no sólo a la competencia entre plantas. Con la formulación del concepto de vecindad, estos autores recogen explícitamente que la denso-dependencia en poblaciones de plantas viene determinada en mayor grado por la densidad local de la población que por su densidad media. De hecho, incluso en comunidades mega-diversas donde la densidad media poblacional de la mayoría de las especies es baja, las densidades locales pueden llegar a ser considerablemente altas, ejerciendo un control fundamental sobre las tasas demográficas de las plantas vecinas (Stoll y Newbery 2005). Por tanto, modelos de vecindad que tengan en cuenta la distribución espacial de los individuos han de ser considerados la base para el desarrollo de una teoría general de dinámica de poblaciones de plantas (Pacala 1986).

Dado que el origen de los modelos de vecindad se encuentra en el campo de la dinámica de poblaciones, no es de extrañar que la gran mayoría de los trabajos de vecindad se hayan centrado en interacciones entre plantas. Así, de los 137 artículos publicados hasta la fecha en revistas internacionales de impacto de ecología que mencionan el concepto de "modelo/análisis de vecindad"

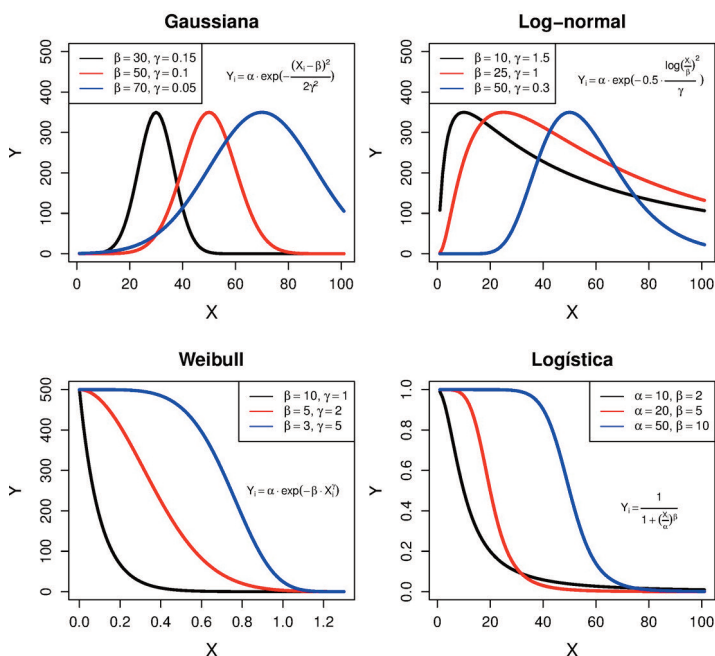


Figura 1. Ejemplos de posibles relaciones no lineales entre variables respuesta y predictoras para la formulación de modelos científicos.

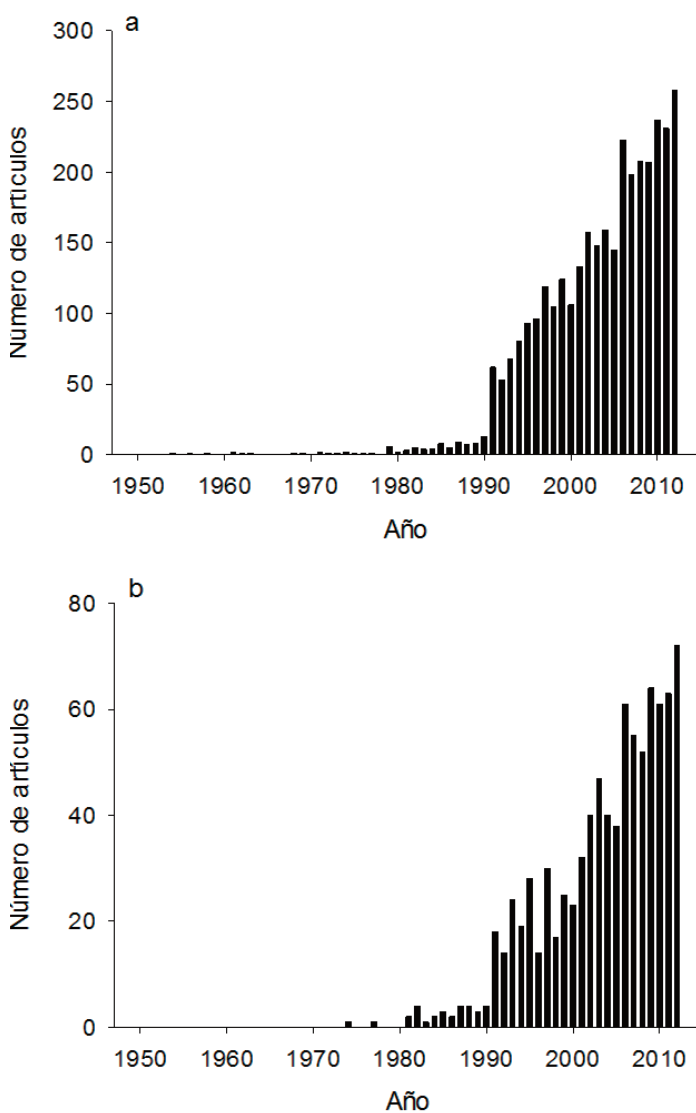


Figura 2. Número de artículos publicados por año recogidos en Web of Science en el área de ecología hasta el año 2012 que incluyen la palabra (a) neighbour(s) o (b) neighbourhood(s).

(*neighbourhood model/analysis*) aproximadamente el 69 % se centran en estudios de competencia entre individuos vecinos (Fig. 3a). De estos, la mayoría analizan competencia entre individuos adultos (82 %), mientras que una fracción mucho menor se centra en interacciones juvenil-adulto, plántula-adulto o plántula-plántula (Fig. 3b). La segunda categoría con mayor representación son estudios que exploran el papel de la estructura espacial como determinante de la distribución y abundancia de especies (18.2 %, Fig. 3a). En la mayoría de estos estudios, sin embargo, los “vecinos” son celdas de distintos tamaños (ej. km en Sistemas de Información Geográfica, m en autómatas celulares) en lugar de plantas individuales, por lo que se trataría de un grupo de trabajos cualitativamente diferentes a aquellos de interés para este artículo. En tercer lugar, un 10,9% de los trabajos revisados son estudios de ecología molecular donde el concepto de vecindad es aplicado al análisis de los patrones espaciales de dispersión de polen y/o semillas. Finalmente, los modelos de vecindad basados en individuos han sido aplicados muy escasamente a interacciones de plantas con otros niveles tróficos (ej. herbivoría 2.2 %, depredación de semillas 1.5 %, organismos del suelo 0.7 %) o al estudio de los efectos de las especies sobre los ciclos biogeoquímicos (2.2 %). Aunque la búsqueda realizada no ha de considerarse exhaustiva (pues claramente existen muchos otros trabajos que sin hablar explícitamente de modelos o análisis de vecindad consideran el papel ecológico de los vecinos), sí que permite mostrar el hecho de que existe un amplio potencial de aplicación de estos modelos aún no explorado más allá de la competencia entre individuos adultos.

Los modelos de vecindad son además aplicables en todo tipo de sistemas terrestres, tanto los dominados por especies herbáceas como por leñosas de gran tamaño. Aunque los primeros artículos sobre el tema usaron predominante especies herbáceas (Turkington y Harper 1979, Assemat y Oka 1980, Waller 1981, Goldberg 1987), con el tiempo estos modelos han sido aplicados en mayor proporción en sistemas forestales (Fig. 3c). Este sesgo hacia bosques responde al hecho de que es en estos sistemas donde los modelos de vecindad presentan probablemente su mayor potencialidad como herramienta. Así, dado el gran tamaño de los árboles, su capacidad de modificación del espacio es relativamente grande y las zonas de influencia efectiva de los vecinos tienen tamaños de dimensiones fácilmente medibles en campo. Además, los vecinos son fáciles de caracterizar, generalmente mediante la medición de su diámetro a la altura del pecho (DBH de sus siglas en inglés), especie, y localización en el espacio (coordenadas X, Y). Lo que es más, este tipo de información está disponible en los inventarios forestales de muchos países, lo que ha dado lugar en los últimos años a una plétora de estudios sobre efectos de vecindad en el crecimiento y mortalidad de árboles adultos (ej. Canham et al. 2006, Gómez-Aparicio et al. 2011). Probablemente, el hecho de que los inventarios forestales recojan con mucha mayor precisión las características de árboles adultos que de plántulas o juveniles es parcialmente responsable de que el campo de los modelos de vecindad esté dominado por estudios basados en adultos. Otra razón para la extensa aplicación de los modelos de vecindad en bosques es que aprovechan la variabilidad espacial inherente en la distribución de las especies arbóreas para extraer conclusiones sobre mecanismos de regulación poblacional denso- o distancia-dependientes, ofreciendo una alternativa a los experimentos manipulativos (ej. remoción de vecinos) que en estos sistemas son frecuentemente inviables.

Finalmente, es interesante destacar que dentro de los sistemas forestales, los modelos de vecindad han sido aplicados con mucha mayor frecuencia en bosques templados húmedos y tropicales que en bosques boreales o Mediterráneos (Fig. 3c). Los modelos de vecindad son particularmente útiles en bosques de alta densidad y diversidad porque el solapamiento espacial entre especies hace inviable el uso de otras aproximaciones más simples para la caracterización de efectos especie-específicos, como por ejemplo la aproximación de microhábitat. Dicha aproximación consiste en comparar procesos demográficos (ej. supervivencia de plántulas)

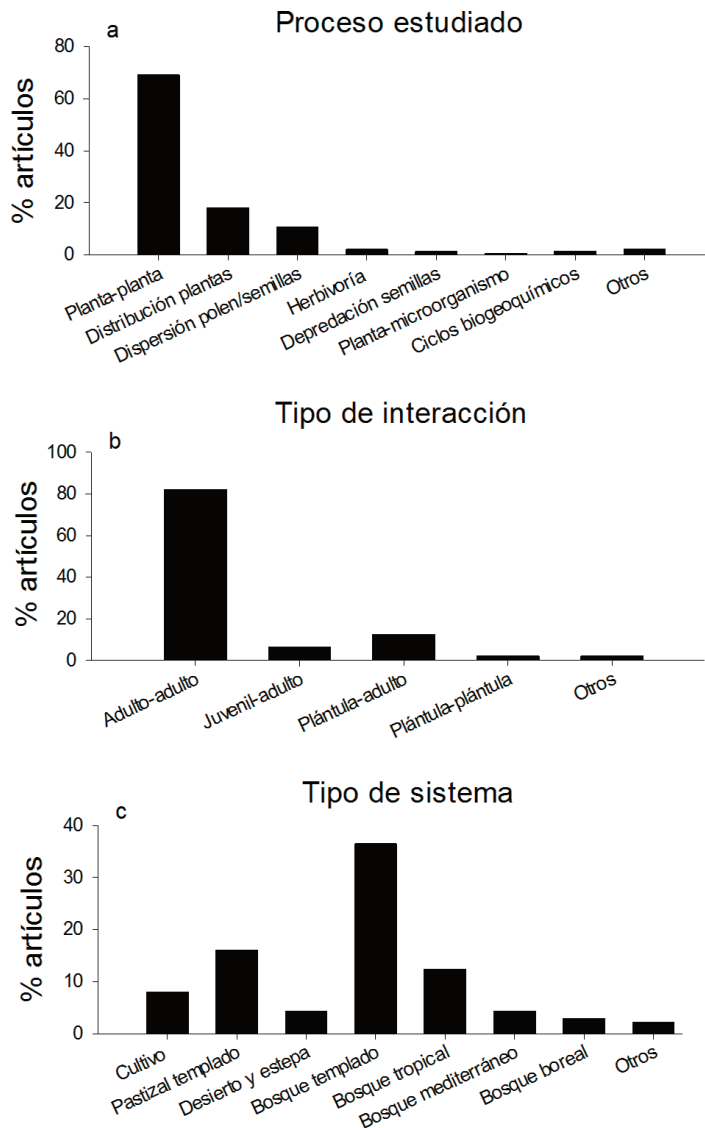


Figura 3. Distribución de artículos publicados en Web of Science en el área de ecología hasta el año 2012 que incluyen neighbourhood model(s) o analysis(es) en función del (a) proceso estudiado, (b) tipo de interacción entre plantas analizado, y (c) tipo de sistema de estudio.

o ecosistémicos (propiedades del suelo) en distintos microhábitats categorizados en función del tipo de cobertura (ej. distintas especies de árbol o matorral, suelo abierto). La aproximación de microhábitat, basada en categorías, es la más frecuentemente utilizada en sistemas forestales de baja cobertura y diversidad arbórea como los Mediterráneos, fuertemente limitados por la disponibilidad agua, donde es generalmente factible asignar distintos puntos del espacio a las especies más representativas del dosel (ej. Gómez-Aparicio et al. 2005, Monnier et al. 2012). De hecho, en muchos de estos casos, el uso de modelos de vecindad puede ser innecesario e incluso inviable.

Estructura de un modelo de vecindad

El factor común a todos los estudios de vecindad es que utilizan como variable predictora del proceso analizado un índice que cuantifica las características del entorno inmediato de los objetos de estudio. Existen tres cuestiones fundamentales a tener en cuenta a la hora de cuantificar los procesos de vecindad: qué variables y formas funcionales incluir en el índice de vecindad, qué tamaño asignar a la vecindad, y qué diseño de muestreo usar para poder parametrizar los modelos de vecindad usando MMV.

La expresión del índice de vecindad (NI, por su nombre en inglés *neighbourhood index*) puede variar enormemente en forma y com-

plejidad entre artículos (Tabla 1). Los más simples consideran exclusivamente abundancia de vecinos (Pacala y Silander 1985), mientras que los más complejos ponderan dichos efectos por atributos de los vecinos como el área basal (Comita y Hubbell 2009), la altura (Simard y Sachs 2004), la distancia (Boyden et al. 2008) o la especie (Gómez-Aparicio et al. 2011), o por atributos de las plantas focales como el tamaño (Canham et al. 2006). Además, una misma variable (ej. distancia) puede ser introducida en el índice de vecindad usando distintas formas funcionales. La elección de la forma a usar puede estar basada en estudios previos (ej. ver revisión sobre curvas de dispersión en Greene et al. 2004) o en el uso de formas flexibles que puedan acomodar distintos procesos. Por ejemplo, es posible asumir que el efecto de un árbol vecino es máximo junto al tronco del árbol (i.e. a distancia cero), cómo describiría una función Weibull, o que el efecto máximo de un vecino se alcanza a cierta distancia β del árbol siguiendo una distribución log-normal (Uriarte et al. 2005, Gómez-Aparicio et al. 2008) de acuerdo a las expresiones:

$$\text{Weibull } NI = \sum_{j=1}^s \sum_{i=1}^n \lambda_j DBH_{ji}^\alpha \exp(-\gamma \text{ distancia}_{ji}^\beta) \quad (2)$$

$$\text{Log-normal } NI = \sum_{j=1}^s \sum_{i=1}^n \lambda_j DBH_{ji}^\alpha \exp - \frac{1}{2} \left[\frac{\ln \left(\frac{\text{distancia}_{ji}}{\beta} \right)}{\gamma} \right]^2 \quad (3)$$

En estas ecuaciones, DBH y $distancia$ describen el tamaño y la distancia al árbol vecino i ; α , γ y β son parámetros estimados usando MMV que describen como el efecto de los vecinos varía con el tamaño del árbol (α) y la distancia (γ y β); y λ es un parámetro calculado para cada tipo de vecino j que permite comparar los efectos per cápita de individuos de distintas especies sobre un mismo proceso.

El NI se suma sobre todos los árboles i de las j especies vecinas. Lo cual lleva a la siguiente pregunta lógica: ¿qué individuos debemos considerar como vecinos de un determinado punto? O lo que es lo mismo: ¿cuál debe ser el tamaño de la vecindad? Ante dicha pregunta existen distintas aproximaciones. La más frecuente es asumir un radio de vecindad lo suficientemente grande como para incluir con alta probabilidad a todos aquellos individuos que puedan tener un efecto sobre el proceso de estudio. El tamaño de dicho radio será proporcional al tamaño de los individuos de estudio, variando desde escasos centímetros en trabajos con herbáceas (Weiner 1982), pocos metros en trabajos con matorrales (Wagner y Radosevich 1998), hasta ≥ 25 m en trabajos con especies arbóreas de bosques húmedos tropicales o templados (Gómez-Aparicio y Canham 2008a,b). Algunos autores dan un paso más comparando distintos radios fijos en sentido creciente (ej. 5, 10, 15, 20 m) para determinar el radio efectivo de interacción (Peters 2003, Stoll y Newbery 2005, Queenborough et al. 2007). Finalmente, la aproximación más compleja es dejar que el radio de la vecindad se estime como un parámetro más del modelo (Uriarte et al. 2004, Coates et al. 2009, Kobe y Vriesendorp 2011).

En cuanto al diseño de muestreo necesario para ajustar modelos de vecindad usando MMV, es importante destacar que no es necesario usar muestreos regulares o estrictamente al azar. Lo realmente importante en estos trabajos es que los puntos de muestreo estén estratificados a lo largo de un amplio rango de tipos de vecindad (Canham y Uriarte 2006). Es decir, asegurarse de construir una base de datos que contenga una buena representación de los atributos de los vecinos (tamaños, distancias). De esta manera, se evitarán problemas de compromisos (o *trade-offs*) entre los parámetros a estimar en la ecuación de vecindad, los cuales son un problema frecuente cuando el mismo valor de la variable puede ser alcanzado mediante distintas combinaciones de dos o más parámetros (ej. entre los parámetros γ y β a la hora de determinar el

Tabla 1. Ejemplos de distintas expresiones matemáticas del índice de vecindad utilizadas en la literatura, de menor a mayor complejidad.

Ejemplos	Variables de vecindad	Expresión matemática
Pacala y Silander 1985 Coomes et al. 2002	Abundancia de vecinos	n
Stoll y Newbery 2005	Area basal de vecinos	$\log_{10} \sum_{i=1}^N AB_i$
Comita y Hubbell 2009	Area basal de vecinos Distancia	$\sum_i \frac{AB_i}{\text{distancia}_i}$
Moravie y Robert 2003	Area basal de vecinos Angulo entre la altura del individuo focal y los vecinos	$\exp\left(-\gamma \sum_{i=1}^{nN} AB_i\right) \exp\left(\mu \sum_{k=1}^{N_j} A_k\right)$
Simard y Sachs 2004	Area basal de vecinos Altura vecinos (A_j) Altura individuo focal (A_f)	$\sum_{i=1}^n \frac{AB_i \times A_i}{A_f}$
Boyden et al. 2008	Tamaño vecinos (M_i) Distancia Tamaño individuo focal (M_{focal})	$\sum_{i=1}^n \frac{M_i^\alpha}{\text{distancia}^\beta} \left(\frac{M_i}{M_{focal}}\right)^\gamma$
Turnbull et al. 2007	Distancia Especies focal y vecina (α_{ij}) Competencia de fondo (M_b)	$\sum_{j=1}^J \sum_{q=1}^N \exp(-\alpha_{ij} \text{ distancia}_{ij}) + M_b$
Gómez-Aparicio y Canham 2008a Gómez-Aparicio et al. 2011	Tamaño vecinos Distancia Especie vecina (λ)	$\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_{iz} dbh_{ij}^\alpha \exp(-\gamma \text{ distancia}_{ij}^\beta)$
Canham et al. 2004 Baribault y Kobe 2011 Coates et al. 2013	Tamaño vecinos Distancia Especie vecina (λ)	$\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_{iz} \frac{dbh_{ij}^\alpha}{\text{distancia}_{ij}^\beta}$
Canham et al. 2004, 2006 Uriarte et al. 2004	Tamaño vecinos (dbh_{ij}) Distancia Especie vecina (λ) Tamaño individuo focal (dbh_f)	$C' (dbh_f)^\gamma \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_{iz} \frac{dbh_{ij}^\alpha}{\text{distancia}_{ij}^\beta}$

efecto de la distancia). Es por ello que si nuestro sistema de estudio no presenta la variabilidad necesaria, deberemos simplificar nuestro índice de vecindad dando a algunos parámetros valores fijos (ej. fijando β a 1). Además, en el caso de usar datos tomados en parcelas de tamaño fijo (ej. 100 m x 100 m) es importante evitar siempre el efecto borde. Los individuos más cercanos al borde de la parcela tendrán por definición menos vecinos mapeados, lo cual puede sesgar enormemente los resultados de los modelos (Canham y Uriarte 2006). Es por tanto necesario usar áreas de amortiguamiento para que todos los puntos de muestreo tengan la misma representación de la vecindad.

Ventajas de aplicación de los MMV a los modelos de vecindad

La gran ventaja de aplicar los MMV en el marco de los modelos de vecindad es que se pueden ajustar y comparar múltiples modelos que usen distintos atributos de los vecinos y/o formas funcionales para seleccionar aquel con mayor soporte empírico. De esta manera, podremos utilizar cada modelo como un "experimento virtual" para responder preguntas relacionadas con la magnitud y extensión espacial de los efectos de distintas especies coexistentes, y extraer conclusiones sobre posibles implicaciones para el funcionamiento de comunidades y ecosistemas. Específicamente, la aplicación de los MMV en modelos de vecindad permite:

1. Probar hipótesis sobre efectos especie-específicos mediante el uso de coeficientes de interacción.

Una alta proporción de los estudios de vecindad se han centrado en comparar los efectos de dos grandes categorías de vecinos, conoespecíficos vs. heteroespecíficos, con el objetivo de explorar la importancia de mecanismos denso- o distancia-dependientes de tipo Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) como reguladores de la abundancia poblacional. En su mayoría, estos estudios han encontrado claros contrastes entre el efecto de ambos grupos de vecinos, particularmente durante las primeras fases del ciclo de vida de las plantas (semillas y plántulas, Hillerislambers et al. 2002). Otros autores han comparado el efecto de distintos grupos de vecinos, por ejemplo agrupando especies de la misma familia bajo la asunción de que individuos taxonómicamente cercanos tienen mayor solapamiento en sus requerimientos de recursos o en la probabilidad de compartir los mismos enemigos (Uriarte et al. 2004). Esta aproximación de grupo es particularmente útil en estudios realizados en bosques megadiversos, donde resulta inviable el cuantificar los efectos competitivos de cientos de especies. Sin embargo, en sistemas de diversidad media-baja, sí resulta posible y útil el calcular baterías de coeficientes de interacción (parámetro λ) que permitan comparar el efecto por separado de cada una de las especies coexistentes. Así, por ejemplo, Gómez-Aparicio et al. (2011) calcularon una matriz especie-específica de efectos de vecinos sobre el crecimiento de las 15 especies arbóreas más abundantes en los bosques españoles, permitiendo caracterizar el efecto competitivo (*competitive effect*, sensu Goldberg 1990) y la respuesta competitiva (*competitive response*, sensu Goldberg 1990) de cada par de especies. Este tipo de matriz puede tener una gran utilidad aplicada por ejemplo para diseñar repoblaciones con grupos de especies que tengan efectos y respuestas competitivos débiles, y evitar aquellas combinaciones de especies con los efectos competitivos más fuertes (Canham et al. 2006).

Los coeficientes de interacción (parámetro λ) frecuentemente se han dejado variar entre 0 y 1 bajo la asunción de que el efecto de los vecinos ha de ser predominantemente negativo debido a competencia por los recursos. Así, para una especie objetivo dada, la especie vecina con el parámetro $\lambda=1$ sería aquella con los efectos negativos mayores, mientras que la especie con $\lambda=0$ sería la especie de vecino comparativamente menos competitiva. Estas asunciones son entendibles teniendo en cuenta que la mayoría de los estudios de vecindad provienen de bosques templados y tropicales de alta densidad donde la competencia por la luz y los recursos del suelo es extremadamente alta. Sin embargo, los árboles vecinos

también pueden tener efectos facilitativos mediados por sus efectos indirectos sobre el ambiente. Así, por ejemplo, Gómez-Aparicio et al. (2008) mostraron que en bosques templados de la costa este de EEUU, la presencia de la especie exótica *Acer platanoides* en la vecindad tenía un efecto positivo sobre el crecimiento de plántulas de especies nativas mediado por sus efectos positivos sobre la fertilidad del suelo. En este trabajo, los coeficientes de interacción se dejaron variar entre -1 y 1, de manera que las especies vecinas competidoras tendrían valores de λ negativos, mientras que las especies facilitadoras tendrían valores de λ positivos. Si bien en sistemas con baja densidad vegetal, como los limitados por agua, la aproximación de microhábitat (en lugar de la de vecindad) es la más frecuentemente utilizada para estudios de facilitación, los estudios de vecindad pueden resultar particularmente útiles cuando los microhábitats tienen una naturaleza multi-específica y se quiere considerar de forma cuantitativa (en lugar de categórica según la especie dominante) la contribución de cada tipo de vecino a la interacción (ej. Castillo et al 2010).

2. Identificar radios de interacción y como estos varían entre tipos de vecino.

La comparación de modelos que utilicen distintos radios de interacción permite entender la escala espacial a la cual los individuos de una comunidad interactúan, sin necesidad de hacer asunciones apriorísticas al respecto. Así, se ha demostrado que las especies coexistentes varían enormemente no sólo en su respuesta competitiva (algunas siendo mucho más suprimidas por los vecinos que otras), sino en el tamaño de su vecindad efectiva (i.e. distancia a lo largo de la cual "perciben" el efecto de los vecinos, Stoll y Newbery 2005, Uriarte et al. 2004, Coates et al. 2009). Si además dicho radio se deja variar en función del tipo de vecino, podremos saber no sólo si las especies varían en la magnitud de sus efectos de vecindad (cuantificadas por el parámetro λ) sino también en la extensión espacial de los mismos. Por ejemplo, Peters (2003) encontró para un bosque tropical de Barro Colorado (Panamá) que los vecinos conoespecíficos no sólo redujeron la supervivencia de árboles de DBH > 1 cm en mayor magnitud que los vecinos heteroespecíficos, sino también a lo largo de una mayor extensión espacial (20 m para conoespecíficos vs. <10 m para heteroespecíficos). Esta dimensión espacial de la interacción entre plantas es frecuentemente ignorada en los estudios que usan una aproximación de microhábitat.

3. Analizar la importancia relativa de distintos componentes de la vecindad.

La comparación de modelos que hagan distintas asunciones sobre los valores de los parámetros α , β y γ permite explorar la importancia relativa de la abundancia, tamaño y distribución espacial de los vecinos como determinantes de su efecto. Así, por ejemplo, Kobe y Vriesendorp (2011) compararon 8 índices distintos de vecindad para concluir que uno de los índices más sencillos, el que consideraba tan sólo la abundancia de conoespecíficos en un radio fijo de 20 m, era el mejor predictor de los efectos de vecindad de árboles adultos sobre la supervivencia de plántulas en un bosque de Costa Rica. Sin embargo, la mayoría de los estudios de vecindad sugieren que no sólo la abundancia de vecinos, sino su tamaño (determinado por el parámetro α) y en consecuencia el área basal de la vecindad, mejoran significativamente la capacidad predictiva de los modelos (Weiner 1984, Moravie et al. 1999, Gómez-Aparicio et al. 2008). Lo que es más, el tamaño relativo de los vecinos respecto a la planta objetivo puede ser tanto o más importante que su tamaño absoluto, puesto que la competencia entre plantas es generalmente asimétrica, teniendo las plantas más grandes un efecto desproporcionado para su tamaño sobre las pequeñas. Incluir esta asimetría de tamaños en los modelos de vecindad puede suponer una mejora substancial (Thomas y Weiner 1989, Boyden et al 2005, Potvin y Dutilleul 2009). Por ejemplo, hay trabajos que han encontrado que índices que consideran como vecinos exclusivamente aquellos individuos de mayor tamaño (DBH) al del individuo objetivo (i.e. ignorando la presencia de los más pequeños) proporcionan un mejor

ajuste a los datos que índices que consideran la totalidad de los individuos vecinos (Ruiz-Benito et al. 2013). Finalmente, también un alto porcentaje de los estudios de vecindad muestran la importancia de la distancia (determinada por los parámetros β y γ) a la hora de explicar los efectos de los vecinos localizados dentro de un determinado radio. Esto es así porque en muchos casos, los efectos de los vecinos son extremadamente localizados y solo detectables en los primeros metros de distancia al tronco. Por ejemplo, en un estudio sobre efectos alelopáticos de la especie exótica *Ailanthus altissima* sobre plántulas nativas en bosques caducos del este de EEUU, Gómez-Aparicio y Canham (2008b) encontraron que los efectos alelopáticos estuvieron generalmente restringidos a los primeros 5 m desde el tronco, y para algunas especies de plántulas tan sólo a los primeros 2 metros.

4. Explorar mecanismos de interacción en condiciones naturales

Aunque los modelos de vecindad son eminentemente fenomenológicos, también ofrecen la posibilidad de explorar la importancia relativa de distintos mecanismos de interacción entre plantas. Por ejemplo, diversos artículos han usado los modelos de vecindad como experimentos virtuales para separar la importancia relativa de la competencia sobre el suelo y bajo el suelo entre árboles vecinos (Canham et al. 2004, Coates et al. 2009, Sapjanskas et al. 2013). La metodología consiste en separar el efecto de los vecinos en dos componentes -su efecto sobre el ambiente lumínico y un efecto residual que se asume refleja fundamentalmente interacciones bajo el suelo- y comparar modelos que incluyan dichos efectos juntos o por separado. El efecto de los distintos vecinos sobre el ambiente lumínico es fácilmente predecible midiendo variables de la geometría y copa de los árboles (Canham et al. 1999, Ameztegui et al. 2012). El efecto residual, por su parte, es cuantificado generalmente mediante un índice de vecindad (NI) función del tamaño y distancia a los árboles vecinos (ver ecuaciones 2 y 3), aunque trabajos recientes han encontrado que índices más específicos basados en la producción de hojarasca pueden proporcionar una mejor explicación del efecto de los vecinos sobre el crecimiento de árboles (Sapjanskas et al. 2013). Estos trabajos concuerdan en concluir que la reducción en el crecimiento de adultos debido a la competencia con árboles vecinos es debida en mayor medida a la competencia por los recursos del suelo que por la luz, excepto para la especie más intolerantes de la sombra. Otro interesante ejemplo sobre la aplicación de los modelos de vecindad a la cuantificación de mecanismos de interacción entre plantas es el estudio de Gómez-Aparicio y Canham (2008b), quienes combinaron modelos de vecindad con datos experimentales de crecimiento y supervivencia de plántulas con y sin carbón activo para cuantificar los efectos alelopáticos de la especie exótica *Ailanthus altissima*. El factor común a estos ejemplos es que la formulación y comparación de modelos de vecindad permite explorar en condiciones realistas de campo la importancia relativa de distintos mecanismos de interacción incluyendo árboles adultos cuya manipulación (ej. remoción) es extremadamente limitada.

5. Analizar como las interacciones entre vecinos varían a lo largo de gradientes ambientales.

Recientemente, la aplicación de los modelos de vecindad a grandes bases de datos (ej. inventarios forestales) ha permitido explorar hipótesis alternativas sobre como los parámetros de dichos modelos varían a lo largo de gradientes ambientales, particularmente climáticos. Por ejemplo, Gómez-Aparicio et al. (2011) compararon distintos modelos para probar la hipótesis de que los efectos negativos de la competencia (cuantificada con el índice NI) sobre el crecimiento de árboles adultos variarían a lo largo de gradientes de precipitación y temperatura, encontrando importantes variaciones en la sensibilidad a la competencia a lo largo de ambos gradientes. En concreto, algunas especies arbóreas vieron aumentada su sensibilidad a la competencia al aumentar la temperatura (especies mediterráneas) mientras que otras mostraron el patrón opuesto (especies atlánticas), dando lugar a cambios en las jerarquías competitivas entre especies bajo distintos escenarios climáticos. Este tipo

de estudios puede resultar de enorme interés para evaluar las consecuencias del cambio climático sobre la dinámica y estructura de las poblaciones y comunidades de especies leñosas.

6. Unir la ecología de comunidades y ecosistemas

El hecho de que las especies arbóreas modifican diferencialmente las propiedades del suelo y los procesos del ecosistema es algo ampliamente reconocido en ecología (Zinke 1962, Reich et al. 2005, Cesarz et al. 2013). La aproximación más frecuentemente utilizada para caracterizar los efectos especie-específicos sobre las propiedades del suelo ha sido la comparación de los efectos medios de distintas especies en monocultivos (Binkley y Giardina 1998). Sin embargo, estos resultados son difíciles de extrapolar a condiciones naturales, donde las especies pueden crecer entremezcladas y una misma unidad de suelo ser influenciada por múltiples especies a la vez (Ehrenfeld et al. 2005). Los modelos de vecindad ofrecen la posibilidad de "unir especies y ecosistemas" (sensu Jones y Lawton 1994) de manera más realista mediante el cálculo per cápita de los efectos especie-específicos sobre los procesos del ecosistema en masas mixtas, lo cual puede resultar particularmente útil si las interacciones entre especies no son aditivas. El conocimiento de dichos efectos permitirá predecir cambios en el ecosistema a medida que distintas perturbaciones provoquen cambios en el dosel. A pesar de este potencial, hasta muy recientemente los modelos de vecindad han sido aplicados casi exclusivamente a interacciones entre plantas. Gómez-Aparicio y Canham (2008a) aplicaron por primera vez los modelos de vecindad a una batería de variables edáficas para cuantificar y comparar los efectos de distintas especies arbóreas exóticas y nativas sobre los ciclos de nutrientes en bosques templados de EEUU. Uno de los resultados más interesantes de este trabajo es el hecho que la "huella" de las especies exóticas (*Acer platanoides* y *Ailanthus altissima*) sobre el ecosistema (determinada por los parámetros β y γ) varió enormemente tanto en tamaño como en forma dependiendo de la variable de estudio. Para algunas propiedades del suelo, el efecto de las exóticas se extendió más allá del borde de la copa del árbol (ej. pH, Ca), mientras que para otras el efecto fue extremadamente local y restringido a los primeros metros desde el tronco (ej. Mg, NO_3^-). Estudios posteriores han demostrado la utilidad de aplicar los modelos de vecindad no sólo al estudio de efectos especie-específicos sobre las características físico-químicas del suelo, sino también a sus efectos sobre sus propiedades biológicas. Así, Gómez-Aparicio et al. (2012) mostraron que la abundancia de patógenos radicales de los géneros *Phytophthora* y *Pythium* en el suelo de alcornoques del sur de la Península Ibérica seguía un patrón de distribución no aleatorio, sino íntimamente unido a la identidad, abundancia y estado de salud de los árboles y matorrales del dosel. En general, estos trabajos demuestran que un mejor entendimiento de las interacciones planta-suelo se beneficiará de estudios espacialmente explícitos que tengan en cuenta la posición relativa de los árboles y de los puntos de muestreo de las variables del ecosistema.

Conclusiones

Los MMV ofrecen un marco de análisis de datos ecológicos enormemente flexible, capaz de sacar partido de la capacidad de los investigadores para traducir a ecuaciones matemáticas hipótesis de trabajo relevantes basadas en el conocimiento de los sistemas de estudio. Los MMV permiten ajustar, comparar y seleccionar modelos que varíen enormemente en grado de complejidad, desde simples relaciones lineales con uno o dos parámetros hasta relaciones no lineales complejas que impliquen un elevado número de parámetros a estimar. Estos métodos han sido aplicados en los últimos años con gran entusiasmo al estudio de las dinámicas de vecindad en bosques, fundamentalmente al estudio de interacciones entre plantas adultas, pero existe un gran potencial aún escasamente explorado para la aplicación de los modelos de vecindad al estudio de otros procesos ecológicos, como las interacciones entre plantas y otros niveles tróficos o el efecto de las especies vegetales

sobre los ciclos biogeoquímicos. Los modelos de vecindad son una práctica herramienta para cuantificar y entender el papel de las especies en sistemas naturales, algo de vital importancia en un escenario de cambio global, donde buena parte de la influencia de los fenómenos de cambio sobre el funcionamiento de los ecosistemas terrestres puede ser ejercida de forma indirecta vía modificaciones en la composición de las comunidades de plantas. Además, los modelos de vecindad pueden ser fácilmente integrados en simuladores basados en individuos (ej. SORTIE-ND, <http://www.sortie-nd.org/>) que permiten estudiar la dinámica de sistemas forestales bajo distintos escenarios climáticos o de gestión. Ahora que las herramientas matemáticas necesarias están a punto y son de libre acceso (MMV, paquete R, SORTIE-ND), tenemos ante nosotros todo un abanico de posibilidades de aplicación de los modelos de vecindad al estudio de procesos espaciales que merece la pena ser explorado.

Referencias

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En Petrov BN, Csaki F (eds) *Second international symposium on information theory*, pp 267–281. Akademiai Kiado, Budapest, Hungría.
- Akaike, H. 1992. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En Kotz S, Johnson N (eds) *Breakthroughs in statistics Vol.1*, pp. 610-624. Springer-Verlag, Londres, Reino Unido.
- Ameztegui, A., Coll, L., Benavides, R., Valladares, F., Paquette, A. 2012. Understorey light predictions in mixed conifer mountain forests: Role of aspect-induced variation in crown geometry and openness. *Forest Ecology and Management* 276:52-61.
- Antonovics, J., Levin, D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:411-452.
- Assemat, L., Oka, H. 1980. Neighbor effects between rice (*Oryza sativa* L.) and barnyard grass (*Echinochloa crus-galli* Beauv.) strains II. Some experiments on the mechanisms of interaction between plants. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum* 15:371-393.
- Baribault, T.W., Kobe, R.K. 2011. Neighbour interactions strengthen with increased soil resources in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology* 99:1358-1372.
- Bella, I.E. 1971. New competition model for individual trees. *Forest Science* 17:364-372.
- Binkley, D., Giardina, C. 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42:89-106.
- Boyden, S., Binkley, D., Senock, R. 2005. Competition and facilitation between Eucalyptus and nitrogen-fixing *Falcataria* in relation to soil fertility. *Ecology* 86:992-1001.
- Boyden, S., Binkley, D., Stape, J.L. 2008. Competition among Eucalyptus trees depends on genetic variation and resource supply. *Ecology* 89:2850-2859.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition.* Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2004. Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33: 261-304.
- Canham, C.D., Coates, K.D., Bartemucci, P., Quaglia, S. 1999. Measurement and modeling of spatially explicit variation in light transmission through interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 29:1775-1783.
- Canham, C.D., LePage, P.T., Coates, K.D. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34:778-787.
- Canham, C. D., Papaik, M. J., Uriarte, M., McWilliams, W. H., Jenkins, J. C., Twery, M. J. 2006. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. *Ecological Applications* 16:540-554.
- Canham, C.D., Uriarte, M. 2006. Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling. *Ecological Applications* 16:62-73.
- Castillo, J.P., Verdú, M., Valiente-Banuet, A. 2010. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology* 91:3656-3663.
- Cesarz, S., Fender, A.-C., Beyer, F., Valtanen, K., Pfeiffer, B., Gansert, D. et al. 2013. Roots from beech (*Fagus sylvatica* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) differentially affect soil microorganisms and carbon dynamics. *Soil Biology and Biochemistry* 61:23-32.
- Chamberlain, T.C. 1890. The method of multiple working hypotheses. *Science* 15:92-96.
- Clark, P.J., Evans, F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35:445-453.
- Coates, K.D., Canham, C.D., LePage, P.T. 2009. Above-versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. *Journal of Ecology* 97:118-130.
- Coates, K.D., Lilles, E.B., Astrup, R. 2013. Competitive interactions across a soil fertility gradient in a multispecies forest. *Journal of Ecology* 101: 806-818.
- Comita, L.S., Hubbell, S.P. 2009. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology* 90:328-334.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En den Boer, P.J., Gradwell, G.R. (eds) *Dynamics of populations*, pp 298-312. PUDOC, Wageningen, Países Bajos.
- Coomes, D.A., Rees, M., Turnbull, L., Ratcliffe, S. 2002. On the mechanisms of coexistence among annual-plant species, using neighbourhood techniques and simulation models. *Plant Ecology* 163:23-38.
- Dieckmann, U., Law, R., Metz, J.A. 2000. *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity.* Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Edwards, A.W.F. 1992. *Likelihood*, revised ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, EEUU.
- Ehrenfeld, J.G., Ravit, B., Elgersma, K. 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources* 30:75-115.
- Fowler, N.L. 1984. The role of germination date, spatial arrangement, and neighborhood effects in competitive interactions in Linum. *Journal of Ecology* 72:307-318.
- Goffe, W. L., Ferrier, G. D., Rogers, J. 1994. Global optimization of statistical functions with simulated annealing. *Journal of Econometrics* 60:65–99.
- Goldberg, D.E. 1987. Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68:1211-1223.
- Goldberg, D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. En Grace, J.B., Tilman, D. (eds.) *Perspectives on plant competition*, pp. 27-49. Academic press, San Diego, CA, EE.UU.
- Gómez-Aparicio, L., Canham, C.D. 2008a. Neighborhood models of the effects of invasive tree species on ecosystem processes. *Ecological Monographs* 78:69-86.
- Gómez-Aparicio, L., Canham, C.D. 2008b. Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. *Journal of Ecology* 96:447-458.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R., Boettinger, J.L. 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93:1194-1202.
- Gómez-Aparicio, L., Canham, C.D., Martin, P.H. 2008. Neighbourhood models of the effects of the invasive *Acer platanoides* on tree seedling dynamics: Linking impacts on communities and ecosystems. *Journal of Ecology* 96:78-90.
- Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruíz-Benito, P., Zavala, M.A. 2011. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Global Change Biology* 17:2400-2414.
- Gómez-Aparicio, L., Ibáñez, B., Serrano, M.S., De Vita, P., Ávila, J.M., Pérez-Ramos, I.M. et al. 2012. Spatial patterns of soil pathogens in declining Mediterranean forests: implications for tree species regeneration. *New Phytologist* 194:1014-1024.
- Greene, D.F., Canham, C.D., Coates, K.D., LePage, P.T. 2004. An evaluation of alternative dispersal functions for trees. *Journal of Ecology* 92:758-766.
- Hilborn, R., Mangel, M. 1997. *The ecological detective: confronting models with data.* Princeton University Press, Princeton, NJ, EEUU.
- Hillerislambers, J., Clark, J.S., Beckage, B. 2002. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417:732-735.

- Hobbs, N.T., Hilborn, R. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: A guide to self teaching. *Ecological Applications* 16:5-19.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American naturalist* 104:501-528.
- Johnson, J.B., Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:101-108.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. 1994. *Linking Species and Ecosystems*. Springer, London, Reino Unido.
- Kobe, R.K., Vriesendorp, C.F. 2011. Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology letters* 14:503-510.
- Mack, R.N., Harper, J.L. 1977. Interference in dune annuals - spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology* 65:345-363.
- Monnier, Y., Prevosto, B., Ripert, C., Corbani, A. C., Fernandez, C. 2012. Forest microhabitats differentially influence seedling phenology of two co-existing Mediterranean oak species. *Journal of Vegetation Science* 23:260-270.
- Moravie, M.A., Durand, M., Houllier, F. 1999. Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* 117:221-240.
- Moravie, M. A., Robert, A. 2003. A model to assess relationships between forest dynamics and spatial structure. *Journal of Vegetation Science* 14:823-834.
- Murphy, L. 2012. *Likelihood: Methods for maximum likelihood estimation*. Paquete R version 1.5. Disponible en: <http://CRAN.R-project.org/package=likelihood>
- Neuman, S. P. 2003. Maximum likelihood Bayesian averaging of uncertain model predictions. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment* 17:291-305.
- Opie, J.E. 1968. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area. *Forest Science* 14:314-323.
- Pacala, S.W. 1986. Neighborhood models of plant-population dynamics .4. Single-species and multispecies models of annuals with dormant seeds. *American Naturalist* 128:859-878.
- Pacala, S.W. y Silander, J.A. 1985. Neighborhood models of plant-population dynamics .1. Single-species models of annuals. *American Naturalist* 125:385-411.
- Peters, H.A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6:757-765.
- Pielou, E.C. 1962. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *Journal of Ecology* 50:357-367.
- Potvin, C., Dutilleul, P. 2009. Neighborhood effects and size-asymmetric competition in a tree plantation varying in diversity. *Ecology* 90:321-327.
- Queenborough, S.A., Burslem, D.F., Garwood, N.C., Valencia, R. 2007. Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology* 88:2248-2258.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzyński, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M. et al. 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* 8:811-818.
- Ruiz-Benito P., Lines E.R., Gómez-Aparicio L., Zavala M.A., Coomes DA. 2013. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PLoS ONE* 8: e56843.
- Sapijanskas, J., Potvin, C., Loreau, M. 2013. Beyond shading: Litter production by neighbors contributes to overyielding in tropical trees. *Ecology* 94:941-952.
- Schwarz, G.E. 1978. Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics* 6: 461-464.
- Simard, S.W., Sachs, D.L. 2004. Assessment of interspecific competition using relative height and distance indices in an age sequence of seral interior cedar hemlock forests in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 34:1228-1240.
- Stoll, P., Newbery, D.M. 2005. Evidence of species-specific neighborhood effects in the dipterocarpaceae of a Bornean rain forest. *Ecology* 86:3048-3062.
- Thomas, S.C., Weiner, J. 1989. Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia* 80:349-355.
- Thompson, H.R. 1956. Distribution of distance to nth neighbour in a population of randomly distributed individuals. *Ecology* 37:391-394.
- Trenbath, B., Harper, J. 1973. Neighbour effects in the genus *Avena*. I. Comparison of crop species. *Journal of Applied Ecology* 10:379-400.
- Turkington, R.A., Harper, J.L. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture: II. Inter- and intra-specific contact. *Journal of Ecology* 67:219-230.
- Turnbull, L.A., Coomes, D.A., Purves, D.W., Rees, M. 2007. How spatial structure alters population and community dynamics in a natural plant community. *Journal of Ecology* 95:79-89.
- Uriarte, M., Canham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K., Brokaw, N. 2005. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology* 93:291-304.
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C.D., Hubbell, S.P. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: Does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92:348-360.
- Wagner, R.G., Radosevich, S.R. 1998. Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forests. *Ecological Applications* 8:779-794.
- Waller, D.M. 1981. Neighborhood competition in several violet populations. *Oecologia* 51:116-122.
- Weiner, J. 1982. A neighborhood model of annual-plant interference. *Ecology* 63:1237-1241.
- Weiner, J. 1984. Neighborhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of Ecology* 72:183-195.
- Wintle, B. A., McCarthy, M. A., Volinsky, C. T., Kavanagh, R. P. 2003. The use of Bayesian model averaging to better represent uncertainty in ecological models. *Conservation Biology* 17:1579-1590.
- Zinke, P.J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43:130-133.