

Nuevas herramientas para el estudio de la interacción entre especies en el espacio y en el tiempo

A. Ledo^{1,*}, F. Montes¹, I. Cañellas¹

(1) INIA-CIFOR. Carretera de La Coruña Km 7.5, 28040, Madrid

* Autor de correspondencia: A. Ledo [alicialedo@gmail.com]

> Recibido el 23 de octubre de 2013, aceptado el 03 de diciembre de 2013.

Ledo, V., Montes, F., Cañellas, I. 2013. Nuevas herramientas para el estudio de la interacción entre especies en el espacio y en el tiempo. *Ecosistemas* 22(3):52-57. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.08

Las funciones de segundo orden son cada vez más empleadas en el análisis de procesos ecológicos. En este trabajo presentamos dos funciones de segundo orden desarrolladas recientemente que permiten analizar la interacción espacio-temporal entre dos especies o tipos funcionales de individuos. Estas funciones han sido desarrolladas para el estudio de interacciones entre especies en masas forestales a partir de la actual distribución diamétrica de los árboles. La primera de ellas es la función bivalente para procesos de puntos con marca K_{mm}^{rs} , que permite analizar la correlación espacial de una variable entre los individuos pertenecientes a dos especies en función de la distancia. La segunda es la función de reemplazo r , que permite analizar la asociación entre los individuos pertenecientes a dos especies en función de la diferencia entre sus diámetros u otra variable asociada a dichos individuos. Para mostrar el comportamiento de ambas funciones en el análisis de sistemas forestales en los que operan diferentes procesos ecológicos se presentan tres casos de estudio: una masa mixta de *Pinus pinea* L. y *Pinus pinaster* Ait. en la Meseta Norte de la Península Ibérica, un bosque de niebla de la Región Tropical Andina, y el ecotono entre las masas de *Quercus pyrenaica* Willd. y *Pinus sylvestris* L. en el Sistema Central Ibérico, en los que tanto la función K_{mm}^{rs} como la función r se utilizan para analizar la dinámica forestal a partir de parcelas experimentales con todos los árboles localizados y de parcelas de inventario.

Palabras clave: análisis de patrones de puntos; funciones de segundo orden; funciones de correlación de marca; función K de Ripley; dinámica forestal; procesos ecológicos.

Ledo, V., Montes, F., Cañellas, I. 2013. New tools to study spatio-temporal interactions among species. *Ecosistemas* 22(3):52-57. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.08

Second order moment functions are increasingly being used in the study of ecological processes. In this paper, we present two recently developed second order functions that allow us to study the spatio-temporal interactions between individuals belonging to two species or functional types. These functions were developed to study interactions among species in forest stands using the diametric distribution of the trees. The first of these functions is an intertype function, applied to a marked point pattern layer (K_{mm}^{rs}). It allows us to analyze the spatial correlation of a variable related to each individual and between species as a function of the distance. The second function is a replacement species function (r), by which it is possible to analyze the association between individuals belonging to two different species as a function of their diameter size differences or another variable associated with the individuals. In order to determine the behavior of both the K_{mm}^{rs} and the r functions in the analysis of forest systems in which different ecological processes are operating, three case studies are presented here: one in a mixed stand of *Pinus pinea* L. and *Pinus pinaster* Ait. in the northern plateau of the Iberian peninsula, another in a cloud forest situated in the tropical Andean region, and finally, one in the ecotone of *Pyrenaica* Willd. and *Pinus sylvestris* L in the Central Mountain System of Spain. In these cases, both of the functions proposed are used to study the forest dynamics in experimental plots where all the trees are mapped.

Key words: ecological processes; forest dynamics; mark correlation functions; point pattern analysis; Ripley's K function; second order moment functions.

Introducción

Los estudios del patrón espacial han sido de creciente importancia en los últimos años para estudiar diferentes procesos ecológicos, como pueden ser la coexistencia de especies (Chave 2004, Bagchi et al. 2011, Ledo 2013), cómo se estructuran las comunidades (Condit et al. 2000, Wiegand et al. 2007), explicar a qué escala ocurren o trabajan diferentes mecanismos (Bellehumeur y Legendre 1998, Uriarte et al. 2004, Illian et al. 2006), o si existen relaciones entre especies y hábitats (Harms et al. 2001, Plotkin et al. 2002, Ledo et al. 2013).

Muchos de los procesos ecológicos, como los mencionados anteriormente, no pueden ser objeto de experimentos. Para este tipo de estudios se precisa plantear diferentes hipótesis nulas y analizar si se ajustan o no al patrón observado real, confirmando así o rechazando la hipótesis propuesta. En este punto, es importante señalar que no siempre es sencillo conocer el proceso que ha dado lugar a un patrón espacial sólo mediante la observación de ese patrón (Law et al. 2001, McIntire y Fajardo 2009, Brown et al. 2011), porque diferentes mecanismos pueden dar lugar a un patrón similar. Sin embargo, hay procesos que generan patrones de distribución muy claros, y se pueden testar hipótesis nulas como se ha

indicado anteriormente, comparando patrones simulados, generados como consecuencia de diferentes procesos, o siguiendo desarrollos como el propuesto por McIntire y Fajardo (2009). Estos autores proponen un método que denominan 'el espacio como sustituto' (*space as surrogate*) para procesos que no se pueden medir, método que maximiza la inferencia sobre procesos ecológicos a través del análisis del patrón espacial observado. El método propone que el análisis del patrón espacial pase desde una descripción inductiva a una inferencia deductiva. Para ello, identifica tres pasos cruciales a seguir: (1) plantear todas las hipótesis posibles *a priori* (2) desarrollarlas sobre una base del actual conocimiento ecológico (3) realizar el correcto análisis espacial. En todo caso, tanto siguiendo este método como realizando cualquier otro estudio ecológico, lo más importante es ser riguroso a la hora de plantear hipótesis nulas y barajar las posibles causas que pueden dar lugar a un determinado patrón.

Actualmente, la función K de Ripley (Ripley 1977) y su versión bivariable K_{12} (Lotwick y Silverman 1982) son funciones bien conocidas y empleadas en ecología. Una introducción a este tipo de funciones se puede encontrar en Dixon (2002), Rozas y Camarero (2005), De la Cruz (2006) y buenos libros de referencia podrían ser Ripley (1981), Diggle (2003), Illian et al. (2008). Sin embargo, menos conocidas son las funciones de correlación de la marca, que consideran ya no sólo el patrón espacial de los individuos sino una variable asociada a los individuos de la población (Stoyan y Stoyan 1994). Esto es, las funciones de correlación de la marca evalúan la correlación espacial de una variable (o marca) asociada cada punto de un proceso de puntos en función de la distancia (Stoyan y Stoyan 1994, Ledo et al. 2011). Este tipo de análisis en muchos casos puede ofrecer una mayor información sobre los procesos ecológicos que el simple estudio de su patrón espacial (Picard et al. 2009). El uso de las funciones de segundo orden está ya ampliamente extendido en ecología y presenta un gran potencial para inferir en procesos ecológicos. De hecho, uno de los retos en la actualidad es tratar de describir procesos de puntos ajustando modelos paramétricos (Møller y Waagepetersen 2006), y/o incluyendo variables ambientales que explican las variaciones en la densidad observada de puntos (Bagchi et al. 2011).

En este artículo presentamos dos aplicaciones de funciones de segundo orden desarrolladas recientemente que permiten analizar la correlación temporal entre dos especies o tipos funcionales. Estas técnicas permiten estudiar procesos que han ocurrido a lo largo de un periodo de tiempo, a partir de la distribución actual de la variable, lo que ahorra costes y tiempo. Estas funciones son: (1) la función K_{mm}^{rs} , llamada función bivariable para procesos de puntos con marca, que permite analizar la correlación espacial entre los valores que toma una variable en los individuos pertenecientes a una especie y los valores asociados a los individuos de otra especie y (2) la función de reemplazo r , que permite analizar la asociación entre los individuos pertenecientes a dos especies en función de la diferencia entre sus diámetros u otra variable asociada a dichos individuos. Estas funciones van un paso más allá de las técnicas existentes, ya que permiten analizar relaciones que eran hasta ahora inabordables con las técnicas existentes, y de esa forma inferir en procesos ecológicos con mayor precisión, y pudiendo a su vez testar una mayor variedad de hipótesis ecológicas.

Antecedentes: Funciones de correlación de la marca

El análisis de procesos de puntos con marca se utiliza para responder a cuestiones relativas a la distribución de los valores de la marca (por ejemplo, el diámetro) en relación a la distribución espacial de los puntos (por ejemplo, árboles) a los que está asociada dicha marca o variable. La media condicional del producto de las marcas de dos pares de puntos situados a una distancia d , donde 0 es el origen y la media está condicionada a que hay un punto situado en 0 y el otro punto en d con sus respectivas marcas es:

$$c_{mm}(d) = E(m_i(0) \cdot m_j(d)), \text{ para los valores de } d > 0 \quad [1]$$

donde m_i es el valor de la marca del punto i y m_j el valor de la marca asociada al punto j .

La función de correlación de la marca (*mark correlation function*) fue propuesta por Stoyan (1984), y se obtiene al dividir $c_{mm}(d)$ entre μ^2 , que es la media de las marcas al cuadrado.

$$k_{mm}(d) = \frac{c_{mm}(d)}{\mu^2}, \text{ con } d > 0 \text{ y } \mu^2 \neq 0 \quad [2]$$

Valores altos de la función $\hat{k}_{mm}(d)$ en puntos separados por una distancia d indican que hay algún tipo de atracción o estimulación entre las marcas de los puntos a esa distancia. Si se obtienen valores bajos, entonces indica que existe inhibición entre las marcas de los puntos a dicha distancia.

Generalizando

$$\kappa(d) = \frac{\rho_f^{(2)}(d)}{\rho^{(2)}(d)} \quad [3]$$

donde $\rho^{(2)}(d)$ es la función producto de densidad $f(m_i, m_j)$. Un proceso sin marca sería $f(m_i, m_j) \equiv 1$, es decir, la media de la función $f(m_i, m_j)$ para todos los pares de puntos separados por una distancia aproximadamente igual a d multiplicada por la probabilidad de que dos puntos se encuentren separados por una distancia aproximadamente igual a d y $\rho_f^{(2)}(d)$ es la función producto de densidad de la función $f(m_i, m_j)$. En la práctica se evalúa la media de la función $f(m_i, m_j)$ para cada distancia d mediante una función núcleo de límites discretos (Wiegand y Moloney 2004), o bien mediante funciones de suavizado o diferentes funciones de núcleo continuas (Dale et al. 2002). Al dividir por $\rho^{(2)}(d)$, que coincide con la probabilidad de que dos puntos estén separados por una distancia d , $\kappa(d)$ depende únicamente de las correlaciones entre las marcas (Beisbart y Kerschner 2000).

Existen, además, diferentes funciones propuestas para evaluar $f(m_i, m_j)$. Dependiendo de la función $f(m_i, m_j)$ se derivan de $\kappa(d)$ diferentes funciones de correlación condicional. Tomando por ejemplo

$f(m_i, m_j) = \frac{m_i m_j}{\bar{m}^2}$, se obtiene la función k_{mm} presentada en la ec. 2.

Tomando $f(m_i, m_j) = \frac{1}{2}(m_i - m_j)^2$ se obtiene el variograma de la marca (Cressie 1993).

La función acumulativa correspondiente a la función de correlación de la marca tiene la forma (Dale et al. 2002):

$$K_{mm}(d) = \int_0^d k_{mm}(u) g(u) 2\pi u \, du \quad [4]$$

donde $g(d)$ es la función de distribución radial (*pair correlation function*). Un estimador de esta función es:

$$\hat{K}_m(d) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \omega_{ij}(d) \frac{m_i m_j}{\bar{\lambda}^2} \quad [5]$$

siendo ω un factor de ponderación que corrige el efecto borde que se calcula como el inverso de la proporción de la circunferencia de radio d centrada en el punto i que está en el interior del área de estudio (Ripley 1977).

Nótese que los estimadores de funciones de correlación son cocientes que tienen una estructura similar. Desde la experiencia empírica se ha visto que los estimadores $\kappa(d)$ no necesitan ser excesivamente precisos, por lo que en este caso, estas funciones pueden ser estimadas sin utilizar la corrección del efecto borde (Illian et al. 2008).

Es importante también hacer notar que $K_{mm}(d)$ no es una función de correlación *sensu stricto* (Illian et al. 2008; Schlather 2001), aunque se sigue utilizando esta nomenclatura porque fue la propuesta por los autores y es hoy ampliamente usada.

Función bivalente para procesos de puntos con marca

La función bivalente para procesos de puntos con marca K_{mm}^{rs} (Ledo et al. 2011) se basa en las funciones de segundo orden bivalentes, las funciones de correlación de la marca y la función K_{rx} (Montes y Cañellas 2007). Esta función K_{mm}^{rs} permite estudiar la correlación espacial, a una distancia determinada, entre la variable asociada a dos puntos de dos clases diferentes. Esto permitiría estudiar, por ejemplo, si los árboles de dos especies presentan similar rango de tamaños cuando aparecen agregados, es decir, si los individuos grandes de las dos especies tienden a aparecer juntos, o si por el contrario los individuos de mayor tamaño de una especie aparecen junto a los individuos más pequeños de la otra.

La $\hat{K}_{mm}^{rs}(d)$ tiene la forma:

$$\hat{K}_{mm}^{rs}(d) = \frac{\left(\sum_{i=1}^{n_r} \sum_{j=1}^{n_s} \omega_{ij}(d) \frac{(m_i - \bar{m}_r)(m_j - \bar{m}_s)}{s_r s_s} + \sum_{i=1}^{n_s} \sum_{j=1}^{n_r} \omega_{ij}(d) \frac{(m_i - \bar{m}_r)(m_j - \bar{m}_s)}{s_r s_s} \right)}{\sum_{i=1}^{n_r} \sum_{j=1}^{n_s} \omega_{ij}(d) + \sum_{i=1}^{n_s} \sum_{j=1}^{n_r} \omega_{ij}(d)} \quad [6]$$

donde m_i y m_j son los valores de la marca en los puntos i y j respectivamente, s_r y s_s es la desviación típica de la marca de los puntos considerados en la clase r y s respectivamente y ω es un factor de ponderación para corregir el efecto borde que se calcula como el inverso de la proporción de la circunferencia de radio d centrada en el punto i que está en el interior del área de estudio (Ripley 1977).

La función $K_{mm}^{rs}(d)$ es, como se puede ver, una función condicional que expresa el cociente entre dos probabilidades, dos momentos de segundo orden. La función utiliza las marcas estandarizadas para hacer comparables los rangos de la marca de los dos tipos de puntos. Además, se trata de una función simétrica, que considera todos los pares de individuos independientemente de que el individuo de referencia pertenezca a cualquiera de las dos clases, es decir, se evalúa el núcleo de la función tanto de r a s como de s a r , de forma similar a como lo hace la función K_{12} (Lotwick and Silberman 1982).

Ledo et al. (2011) proponen el uso para esta función del modelo nulo denominado marcado aleatorio. Este modelo es similar al etiquetado aleatorio (Goreaud y Pélissier 2003). El modelo de marcado aleatorio mantiene fija la posición espacial de los individuos de cada especie y les asigna la marca (procedente de la distribución real para cada especie) aleatoriamente. Este modelo nulo permite testar desviaciones respecto a la hipótesis nula de distribución independiente de las marcas condicionada al patrón espacial de ambas clases de puntos. En este caso, cuando la función empírica toma valores por encima del cuantil 0.95 de los valores obtenidos para un cierto número de simulaciones del modelo nulo significa que las dos especies presentan una asociación espacial positiva de la marca, mientras que cuando la función empírica toma valores por debajo del cuantil 0.05 indica que valores altos de la marca de una de las especies se encuentran próximos a valores bajos de la marca para la otra especie.

El número de simulaciones del modelo nulo, al igual que con todas las funciones que se utilizan para evaluar el patrón de una clase de puntos dada, suele ser 99, 999 o incluso 9999. El número de simulaciones y de puntos incluidos dará lugar a un determinado nivel de significación en el análisis (Dixon 2002). La probabilidad del error de una cola es $\alpha = 1/(k+1)$ donde k es el número de simulaciones (Illian et al. 2008). Sin embargo, como todos los intervalos de distancia se consideran simultáneamente, la probabilidad de rechazar la hipótesis nula aumenta, y los errores reales son algo mayores al valor dado por esa expresión tanto para una como para dos colas (Illian et al. 2008). Un test global para un rango de distancias t es el propuesto por Loosmore y Ford (2006) y tiene la siguiente expresión:

$$u_i = \sum_{t_k=t_{\min}}^{t_{\max}} [\hat{H}_t(t_k) - \bar{H}_t(t_k)]^2 \delta t_k \quad [7]$$

donde t_k es la distancia, t_{\min} y t_{\max} son los límites superior e inferior del modelo nulo, $\hat{H}_t(t_k)$ es el resultado de la función empírica del patrón de puntos en i y $\bar{H}_t(t_k)$ es la media del resultado compuesto por todos los puntos menos en i . Si u_i es la discrepancia para la función empírica y u_2, \dots, u_k son las discrepancias para las k funciones simuladas, el test global permite contrastar la función observada frente a la hipótesis nula de marcado aleatorio con probabilidad es $\alpha = u_i / (k+1)$.

El test de hipótesis que se desliga de esto es entonces (Loosmore y Ford 2006):

$$\hat{p} = 1 - \frac{\sum_{j=1}^s I(u_i > u_j)}{s} \quad [8]$$

donde $I(u_i > u_j)$ es igual a 1 si u_i es mayor a u_j y 0 en caso contrario.

Análisis de la distribución de marcas en el tiempo

Ledo et al. (2009a) propusieron la función r , similar a la función de densidad condicionada, donde en lugar de la distancia en el plano XY se emplea la distancia en el eje de la variable asociada. Si se utiliza como variable asociada la edad de los pies en una masa forestal, esta función muestra la asociación de dos especies en función de la diferencia de edad entre los individuos, lo que permitiría observar si se está produciendo una sucesión de especies a lo largo del tiempo. Como la edad de los árboles no suele ser una variable conocida, se puede utilizar en su lugar el diámetro de los árboles, y en ese caso la función nos indica la asociación entre especies en función de la diferencia de diámetros de los individuos.

$$r(\Delta) = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j \neq i}^n f(i, j) I_{ij}(\Delta - \delta, \Delta + \delta)}{\sum_{i=1}^n \sum_{j \neq i}^n I_{ij}(\Delta - \delta, \Delta + \delta)} \quad [9]$$

donde n es el número de árboles en la parcela, Δ es la diferencia de diámetro entre los árboles i y j , $f(i, j)$ vale -1 cuando el par de árboles i, j considerado son de la misma especie (o pertenecen al mismo grupo funcional de especies), y 1 si los árboles son de diferente especie. 2δ es la amplitud de los intervalos de diferencia de diámetros en los que se calcula la función, y la función $I_{ij}(\Delta - \delta, \Delta + \delta)$ vale 1 cuando la diferencia de diámetros entre i y j está en el rango considerado, y 0 cuando no está en dicho rango.

El valor de r será próximo a -1 cuando para la diferencia de diámetros Δ predominen los pares de individuos de la misma especie en el área de estudio, y el valor será próximo a 1 cuando para esa diferencia de diámetros predominen los pares de individuos de diferentes especies. En la ec. 8, el comportamiento de la función es simétrico en el sentido de que su valor no depende de que especie predomina en las clases diamétricas superiores o inferiores, sino de simplemente si hay diferencias entre unas u otras clases diamétricas. El análisis de los histogramas de la distribución diamétrica de cada especie resulta imprescindible a la hora de interpretar correctamente los resultados. Si las dos especies tienen rangos de diámetros diferentes, sería necesario normalizar esa variable en ambas especies para hacerla comparable. Si se dispone de un modelo de crecimiento en diámetro para la especie, se puede estimar la edad de los árboles a partir de los diámetros. El análisis de la distribución espacial y el temperamento de las especies también se debe tener en cuenta a la hora de interpretar los resultados: las especies de temperamento tolerante pueden ralentizar su crecimiento y desarrollarse durante años en los estratos inferiores, mientras que para las especies de luz la competencia limitaría el desarrollo de los pies de los estratos inferiores.

La forma que adopte la curva r también da información acerca de cómo se está produciendo la sucesión entre especies en el tiempo (Fig. 1). Si las especies están en equilibrio, la función mostrará valores próximos a 0 (Fig. 1a). Si hay un cambio continuo de una especie o grupo de especies a otra, la curva será continua-

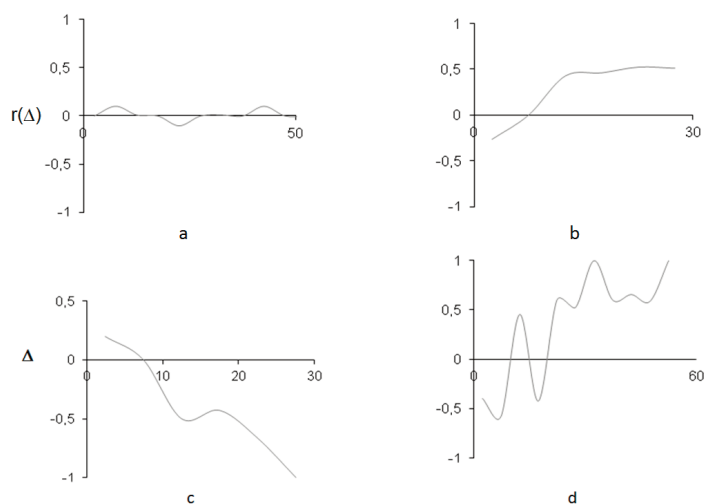


Figura 1. curvas r (ec. 9) para diferentes procesos de recambio de especies en la masa, (a) no se produce cambio, (b) un cambio brusco de una especie o grupo de especies a otra (c) aumenta la dominancia de la especie presente y (d) cambio gradual de especies o grupo de especies

mente creciente de valores negativos a positivos (Fig. 1b). Si hay dominancia de una especie o grupo de especies, pero aparecen individuos de otra especie en el estrato co-dominante o dominado, la curva será continuamente decreciente (Fig. 1c). Cuando la sucesión no se produce de manera continua, la curva aparece fluctuante, indicando que en algunas ocasiones regenera y se incrementa la presencia de una especie o grupo de especies y en otros momentos no se acusa el fenómeno (Fig. 1d).

La función r permite caracterizar la dinámica temporal a partir de la distribución diamétrica actual, sin necesidad de disponer de una secuencia temporal de datos. La función empírica se podría comparar con los valores obtenidos para modelos de distribución de los valores de la marca teóricos, de forma similar a la que se ha descrito en el apartado anterior para la función K_{mm}^{rs} , aunque las aplicaciones de dicha función hasta el momento actual (Ledo et al. 2009a; Ledo et al. 2009b) se han orientado a analizar la tendencia espacial del índice de cambio de especies RE , que se calcula como la suma ponderada del valor de la función r (Δ) por la diferencia de diámetros Δ :

$$RE = \sum_{i=1}^t \Delta_i r(\Delta_i) \quad [10]$$

donde t es el número de intervalos de Δ en que se calcula la función r .

El índice RE varía entre $-\sum_{i=1}^t \Delta_i$ y $\sum_{i=1}^t \Delta_i$. Cuanto mayor es su valor, indica que la diferencia en la frecuencia de la dos especies, así como la diferencia en diámetro entre las clases superiores y las clases inferiores aumenta.

Casos de estudio

Masas mixtas de *Pinus pinea* L. y *P. pinaster* Ait. ¿Coexisten las dos especies en equilibrio?

En este primer caso de estudio se muestra el uso de las funciones K_{mm}^{rs} y r para analizar la dinámica de especies en masas mixtas de *Pinus pinea* L. y *P. pinaster* Ait. en el municipio de Íscar, en la Meseta Norte de la Península Ibérica. Para determinar si las especies están en equilibrio o se está produciendo un cambio de especies se ha utilizado una parcela de 100 x 100 m con todos los pies mayores ($d_0 \geq 7.5$ cm) de *P. pinea* y *P. pinaster* localizados mediante sus coordenadas XY y sus diámetros normales medidos.

Para estudiar la distribución de ambas especies, se utiliza la función K_{mm}^{rs} (ec. 6), donde cada clase correspondería a una especie y la marca se correspondería con el diámetro de los árboles. Se utilizó el modelo nulo del marcado aleatorio, realizando 999 simu-

laciones del modelo nulo para definir el rango de variación en el que se acepta la hipótesis nula, que corresponde a los cuantiles al 0.95 de ese modelo. Luego, se construyó la función empírica de la distribución observada en la parcela, y se comparó con ese modelo nulo (Fig. 2a). Se puede ver en la figura 2 que, a distancias cortas, hasta los 8 m, hay una correlación positiva en el diámetro de ambas especies ($\hat{p} = 0.049$).

Posteriormente se calculó la función r (ec. 9) para comprobar si existe un cambio de composición que indique una transición de la dominancia de un pino a otro. Al ser los pies mayores de similar tamaño (Test F, $p=0.7$), no hizo falta normalizar los diámetros, y se tomaron intervalos de diámetro de 5 cm (Fig. 2b). La función presenta valores próximos a 0, lo que indicaría que no se está produciendo un cambio de especies.

De los resultados anteriores, se puede concluir que ambas especies desempeñan un rol parecido en la masa, requiriendo condiciones similares para regenerar y desarrollarse, por lo que pueden coexistir en equilibrio.

Apertura de huecos y sucesión de especies en un bosque de niebla andino

En este segundo caso de estudio se analiza la relación entre dos especies leñosas en un bosque de niebla andino situado en el norte de Perú: *Miconia media* (D. Don) Naudin y *Critoniopsis seviliana* (Cuatrec.) H. Rob. Ambas son especies que aparecen en el dosel, pero mientras *C. seviliana* está relacionada con el bosque maduro y es más umbrófila, *M. media* es una especie más heliófila que aparece en las zonas donde se han abierto pequeños huecos (Ledo et al. 2012). Para estudiar la asociación espacial entre los individuos en diferentes estados de desarrollo de estas dos especies, se utilizó la función K_{mm}^{rs} (ec. 6). Como muestra la figura 3a, la función empírica aparece por debajo del cuantil 0.05 del modelo nulo de marcado aleatorio ($\hat{p} = 0.001$), lo que indica que los individuos de menor diámetro de una especie aparecen próximos a los individuos de mayor diámetro de la otra. Este resultado pondría de manifiesto el carácter sucesional esperado para ambas especies. *M. media* aparece cuando se abre un hueco, y a medida que se va cerrando va apareciendo *C. seviliana* bajo el dosel arbóreo.

Para ver si existe una dinámica de cambio en la frecuencia con la que aparecen estas dos especies en la masa, se calculó la función r (ec. 8). Se tomaron intervalos de clase diamétricas de 1 cm ya que ninguna de las dos especies alcanza diámetros muy grandes (Fig. 3b). Los rangos de diámetros de ambas especies eran similares (Test F; $p>0.05$) y no hizo falta normalizar la variable diámetro. En este caso, vemos como la función r toma valores positivos para Δ menores, lo que indica que habría cohortes de diferentes diámetros de ambas especies, probablemente debido a que se han producido secuencialmente episodios de regeneración de una y otra especie. Sin embargo los valores negativos de la función r observados para Δ mayores indica que los árboles de mayor diámetro pertenecerían a la especie que predomina en las clases diamétricas inferiores, mientras que la otra especie se distribuiría de forma más uniforme, lo que podría estar relacionado con diferentes estrategias poblacionales.

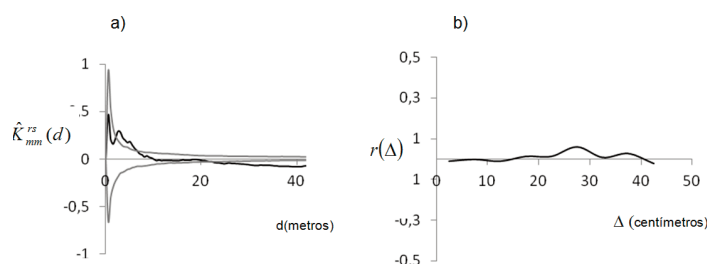


Figura 2. a) Función $\hat{K}_{mm}^{rs}(d)$ (ec. 6) calculada para los datos de la parcela de *Pinus pinea* y *Pinus pinaster* (trazo negro) y cuantiles 0.05 y 0.95 de 999 simulaciones del modelo nulo marcado aleatorio (trazo gris) b) función $r(\Delta)$ (ec. 9) calculada con los diámetros de la parcela de *Pinus pinea* y *Pinus pinaster*.

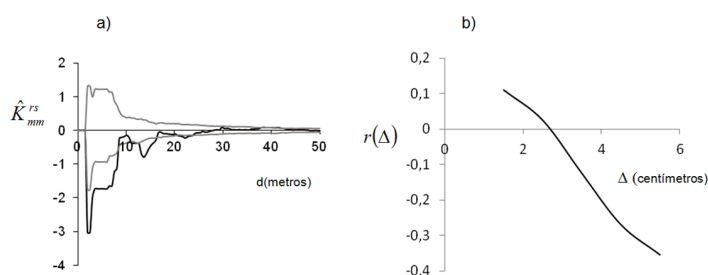


Figura 3. a) Función $\hat{K}_{mm}^{rs}(d)$ (ec. 6) calculada para las especies *Miconia media* y *Critoniopsis sevilla* en la parcela del bosque de niebla andino (trazo negro) y cuantiles 0.05 y 0.95 de 999 simulaciones del modelo nulo marcado aleatorio (trazo gris) **b)** función $r(\Delta)$ (ec. 9) calculada con los diámetros de las mismas especies.

Dinámica de especies en áreas mediterráneas de ecotono

En este último caso de estudio, se muestra una aplicación del índice de cambio de especies RE (ec. 9) para analizar la dinámica de especies en la zona de ecotono entre *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. en el Sistema Central de la Península Ibérica. Como muestra el análisis mediante la función L_{12} (forma lineal de la función bivalente K_{12} de Lotwick y Silverman) llevado a cabo a partir de los datos de una parcela de 5000 m² en la que se han mapeado todos los árboles (Barbeito et al. 2009), la dos especies presentan una asociación negativa en su distribución espacial ($\hat{p} = 0.002$), lo que indica que en el área de estudio las dos especies tienden a formar bosquetes monoespecíficos de un tamaño mayor que la escala máxima de análisis (Fig. 4a). Esta estructura en bosquetes dificulta la identificación de asociaciones significativas en el análisis de correlación de la marca ($\hat{p} = 0.754$), puesto que la varianza del estimador aumenta a escalas pequeñas debido al número reducido de pares de individuos pertenecientes a especies diferentes a escalas pequeñas (Fig. 4b).

Para analizar la dinámica de especies en el ecotono a escalas mayores se han utilizado los datos de una red de muestreo de 52 parcelas circulares relascópicas de 25 m de radio máximo separadas por 100 m (Ledo et al. 2009b). Para corregir la diferente probabilidad de selección de los árboles en función de su diámetro en las parcelas relascópicas fue preciso multiplicar en la ec. 9 la función $I_{ij}(\Delta - \delta, \Delta + \delta)$ por un factor de ponderación inversamente proporcional a la superficie de la parcela de muestreo que corresponde a los árboles i y j . Debido a la diferencia en el crecimiento en diámetro entre ambas especies, fue preciso calcular las edades de los árboles para obtener escalas comparables para ambas especies. Para estimar la edad a partir del diámetro se utilizaron los modelos de crecimiento de Diéguez-Aranda et al. (2005) para el *P. sylvestris* y de Adame et al. (2008) para el *Q. pyrenaica*.

El cálculo del índice RE (ec. 10) para cada parcela permite identificar las variables ambientales relacionadas con una dinámica de cambio de especies en el área de estudio. En este caso se utilizó un modelo de krigeado universal (Gallardo, 2006), que permite identificar la variabilidad explicada por la autocorrelación espacial de la variable y la variabilidad explicada por las variables explicativas (Montes y Ledo 2010), incluyendo la altitud, convexidad del terreno y la componente en dirección Norte-Sur de la pendiente, relacionada con la orientación, como variables explicativas, y el índice RE como variable dependiente. El resultado del modelo de krigeado universal se muestra en la figura 5, en la que se puede ver que, en las zonas de menor altitud, se está produciendo un aumento de dominancia del *Q. pyrenaica* en el arbolado más joven respecto a las clases de edad superiores, cambio también relacionado con las condiciones de vaguada y las orientaciones de umbría.

Este desplazamiento del *P. sylvestris* hacia mayores altitudes podría deberse tanto a que se hubiera favorecido mediante la gestión el desarrollo de esta especie en cotas inferiores a su óptimo de distribución como a un cambio en las condiciones climáticas que hubiera propiciado el ascenso del ecotono entre ambas especies.

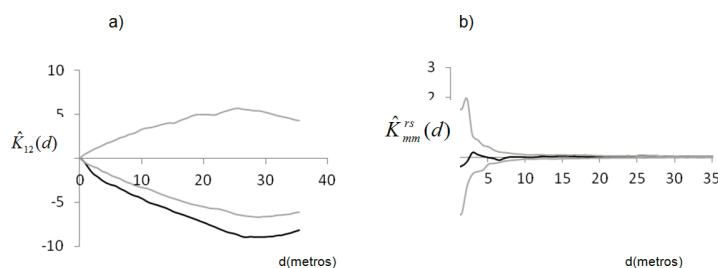


Figura 4. a) Función K_{12} calculada para *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* en una parcela de 5000 m² del Sistema Central (trazo negro) y cuantiles 0.05 y 0.95 (trazo gris) de 999 simulaciones del modelo nulo de traslación toroidal **b)** Función $\hat{K}_{mm}^{rs}(d)$ (ec. 6) calculada para las mismas especies (trazo negro) y cuantiles 0.05 y 0.95 de 999 simulaciones del modelo nulo marcado aleatorio (trazo gris).

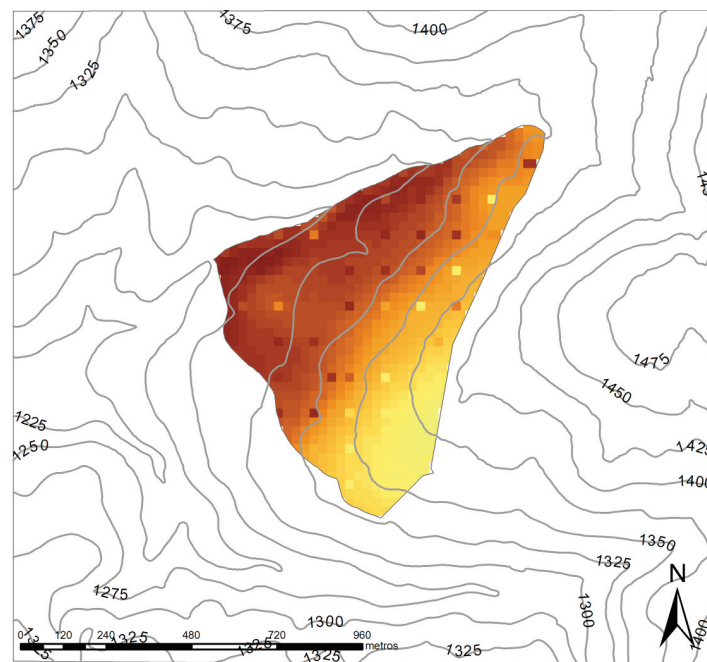


Figura 5. Mapa de predicción usando el modelo de krigeado universal del índice de cambio de especies RE (ec. 10) y altimetría en la zona de estudio del ecotono entre las masas de *Quercus pyrenaica* y *Pinus sylvestris* en el Sistema Central. Valores altos del índice coinciden con los tonos marrones, mientras que valores bajos del índice coinciden con los tonos amarillos.

Agradecimientos

Gracias a los proyectos S2009/AMB-1668 REGENFOR; AGL2010-21153-C02-01 y a una beca FPI-UPM. Los autores quieren agradecer los comentarios sugeridos por un revisor anónimo, que han mejorado el manuscrito de forma sustancial.

Referencias

- Adame, P., Hynynen, J., Canellas, I., del Río, M. 2008. Individual-tree diameter growth model for rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) coppices. *Forest Ecology and Management* 255(3):1011-1022.
- Bagchi, R., Henrys, P.A., Brown, P.E., Burslem, D.F.R.P., Diggle, P.J., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., Kassim, A.R., Law, R., Noor, S. y Valencia, R.L. 2011. Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology* 92:1723-1729.
- Barbeito, I., Fortin, M.J., Montes, F., Cañellas, I. 2009. Response of pine natural regeneration to small scale spatial variation in a managed Mediterranean mountain forest. *Applied Vegetation Science* 12:488-503.
- Beisbart, C., Kerscher, M. 2000. Luminosity- and morphology-dependent clustering of galaxies. *The Astrophysical Journal* 545:6-25.

- Bellehumeur, C., Legendre, P. 1998. Multiscale sources of variation in ecological variables: modelling spatial dispersion, elaborating sampling designs. *Landscape Ecology* 13:15-25.
- Brown, C., Law, R., Illian, J.B., Burslem, D.F.R.P. 2011 Linking ecological processes with spatial and non-spatial patterns in plant communities. *Journal of Ecology* 99:1402–1414.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7:241-253.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414 - 1418.
- Cressie, N. 1993. Statistics for spatial data, Wiley Interscience, Hoboken, NJ. USA.
- Dale, M.R., Dixon, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Myers, D.E., Rosenberg, M.S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25(5):558-577.
- De la Cruz, M. 2006. Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas* 15:19-39.
- Diéguez-Aranda, U., Barrio-Anta, M., Gonzalez, J.A., Dorado, F.C. 2005. Relación altura-diámetro generalizada para masas de *Pinus sylvestris* L. procedentes de repoblación en el noroeste de España. *Forest Systems* 14(2):229-241.
- Diggle, P.J. 2003. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Dixon, P.M. 2002. *Ripley's K function*. En A.H. El-Shaarawi, W.W Piegorsch, editores. The encyclopedia of environmetrics. Wiley, p.1796-1803.
- Gallardo, A. 2006. Geostatística. *Ecosistemas* 15(3).
- Goreaud, F., Pélissier, R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 14:681-692.
- Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89:947-959.
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H., Stoyan, D. 2008. *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Wiley. Hoboken, NJ, USA.
- Illian, J. B., Møller, J., Waagepetersen, R.P., 2006. *Spatial point process analysis for a plant community with high biodiversity*. Department of Mathematical Sciences, Aalborg University. Aalborg, Denmark.
- Law, R., Purves, D.W., Murrell, D.J., Dieckmann, U. 2001. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. En: Silvertown, J., Antonovics, J., (eds.). *Integrating ecology and evolution in a spatial context*, pp. 21-44. Blackwell Science. Oxford, UK.
- Ledo, A. 2013. Tratado sobre la distribución espacial de las especies leñosas de un bosque de niebla tropical. *Ecosistemas* 22:77-79.
- Ledo, A., Montes, F., Condés, S. 2009a. Species dynamics in a Montane Cloud Forest: Identifying factors involved in changes in tree diversity and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 258:75-84.
- Ledo, A., Montes Pita, F., Barbeito Sánchez, I., Rubio Sánchez, A., Cañellas Rey de Viñas, I. 2009b. Dinámica de especies en el ecotono de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. en el Sistema Central. En: SECF-Junta de Castilla y León (eds.) *5º Congreso Forestal Español. Montes y sociedad: Saber qué hacer. Ávila, 21-25 septiembre 2009*. Sociedad Española de ciencias Forestales. ISBN 978-84-936854-6-1 (en formato digital).
- Ledo, A., Condés, S., Montes, F. 2011. Intertype mark correlation function: A new tool for the analysis of species interactions. *Ecological Modelling* 222:580-587.
- Ledo, A., Condés, S., Montes, F. 2012. Different spatial organization strategies of woody plant species in a montane cloud forest. *Acta Oecologica* 38:49-57.
- Ledo, A., Burslem, D.F.R.P., Condés, S., Montes, F. 2013. Micro-scale habitat associations of woody plants in a neotropical cloud forest. *Journal of Vegetation Science* 24(6):1086–1097.
- Loosmore, N.B., Ford, E.D., 2006. Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology* 87(8): 1925–1931.
- Lotwick, H.W., Silverman, B.W. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B* 44:406-413.
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90:46-56.
- Møller, J., Waagepetersen, R.P. 2006. Modern statistics for spatial point processes. *Scandinavian Journal of Statistics* 34:643-684.
- Montes, F., Cañellas, I. 2007. The spatial relationship between post-crop remaining trees and the establishment of saplings in *Pinus sylvestris* stands in Spain. *Applied Vegetation Science* 10(2):151-160.
- Montes, F., Ledo, A. 2010. Incorporating environmental and geographical information in forest data analysis: a new fitting approach for universal kriging. *Canadian Journal of Forest Research* 40(9):1852-1861.
- Picard, N., Bar-Hen, A., Mortier, F., Chadoeuf, J. 2009. Understanding the dynamics of an undisturbed tropical rain forest from the spatial pattern of trees. *Journal of Ecology* 97(1):97-108.
- Plotkin, J.B., Chave, J., Ashton, P.S. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *The American Naturalist* 160:629–644.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society B* 39:172-212.
- Ripley, B.D. 1981. *Spatial statistics*. John Wiley and Sons, New York. USA.
- Rozas, V., Camarero, J.J. 2005. Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 14:79-97.
- Schlather, M. 2001. On the second-order characteristics of marked point processes. *Bernoulli* 7:99-117.
- Stoyan, D. 1984. On correlations of marked point processes. *Mathematische Nachrichten* 116:197-207.
- Stoyan, D., Stoyan, H. 1994. *Fractals, random shapes and point fields*. Wiley.
- 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.
- Wiegand, T., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., Huth, A. 2007. How individual species structure diversity in tropical forests. *PNAS* 104:19029–19033.
- Wiegand, T., Moloney, K.A. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104:209-229.