



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-027

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Patrones de distribución y propiedades del nicho efectivo de las especies forestales a lo largo del gradiente ambiental atlántico-mediterráneo de la provincia de Palencia

OLTHOFF, A.E.¹, ALDAY, J.G.^{2,3} y MARTÍNEZ-RUIZ, C.^{1,2}

¹ Área de Ecología, Dpto. Ciencias Agroforestales, E.T.S. de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid. Avda. de Madrid 50, 34071, Palencia, España

² Instituto de Investigación en Gestión Forestal Sostenible, Universidad de Valladolid-INIA, E.T.S.II.AA. Avda. Madrid 50, 34071, Palencia, España

³ Departamento de Producción Vegetal y Ciencia Forestal. AGROTECNIO-Center. Campus ETSEA, Universidad de Lleida, 25198 Lleida, España

Resumen

Los inventarios forestales nacionales representan una fuente de datos de gran interés ecológico y para la gestión. Sin embargo, su uso como herramienta para la caracterización del nicho de las especies forestales es prácticamente inexistente. En este trabajo, se utilizan datos del Tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3) en la provincia de Palencia, para describir los patrones de distribución y las propiedades del nicho efectivo de las principales especies forestales (árboles y arbustos), a lo largo del gradiente ambiental atlántico-mediterráneo típico del norte de España. Se pretende, además, identificar la contribución relativa de la variación espacial y ambiental en los patrones de cambio de la composición de las comunidades forestales, y construir un mapa que describa de un modo gráfico la distribución de las comunidades forestales a lo largo del principal gradiente ambiental identificado. El conocimiento de los factores que controlan la distribución y abundancia de las especies forestales es crucial para comprender la ecología y dinámica de las masas forestales y su respuesta a cambios ambientales (cambio climático) o prácticas de gestión. La interpolación de la información obtenida en mapas de vegetación con la ayuda de técnicas geoestadísticas puede ayudar a inferir los procesos que configuran las comunidades ecológicas.

Palabras clave

Amplitud de nicho, coenoclinas, datos del inventario forestal, distribución de especies, geoestadística, modelos HOF, topografía, clima, factores edáficos.

1. Introducción

Este trabajo se basa en la asunción de que la composición de las masas forestales cambia gradualmente en el espacio, es decir, presenta un continuo como estructura vegetal, con variaciones en áreas específicas y en términos de gradientes ambientales (WHITTAKER 1967). Dentro de los tramos de esos gradientes pueden existir diferencias sutiles en la composición de especies, asociadas a diferencias en algunas condiciones abióticas, p. ej. humedad del suelo, disponibilidad de la luz o temperatura (PERELMAN et al. 2005). En los diferentes tramos del gradiente, los parámetros abióticos inciden en el desarrollo y distribución de la vegetación pero no todos lo hacen con la misma intensidad, y por defecto o por exceso pueden resultar limitantes para determinadas especies, definiéndose así su intervalo de tolerancia respecto de sus condiciones de desarrollo, su óptimo ecológico y su nicho efectivo (SERRADA 2008). Una herramienta para abordar estudios que describen los cambios en la composición de especies a lo largo de un gradiente ambiental, son las técnicas de ordenación. Gracias a ellas es posible ordenar, por ejemplo, parcelas forestales en términos de similitud florística, pudiéndose considerar los ejes de ordenación como gradientes ambientales estandarizados, abstractos y complejos o coenoclinas (LAWESSON & OKSANEN 2002). El principal gradiente de comunidades (coenoclina) puede interpretarse de manera directa (p. ej. a través de un análisis de correspondencia canónica, CCA) o indirectamente a través de un análisis de correspondencia dirigido (DCA por sus siglas en inglés. El DCA detecta ejes abstractos que



representan los principales sentidos de la variación en la composición florística; estos gradientes intrínsecos que detecta permiten describir la forma en que las especies se distribuyen según sus respuestas individuales a los cambios en el ambiente, para lo cual la composición de comunidades detectada debe correlacionarse posteriormente con datos ambientales mediante técnicas de estadísticas de correlación.

Por otra parte, para explicar y modelizar las respuestas individuales de las especies de plantas y así poder describir sus nichos efectivos a lo largo de gradientes ambientales, pueden utilizarse diferentes modelos de respuesta, entre ellos, los modelos de regresión logística jerárquica, como los modelos HOF (Huisman-Olff-Fresco; HUISMAN et al. 1993), que muestran un conjunto de curvas de respuestas clasificadas por su creciente complejidad a través de cinco modelos, según no muestren cambios en la abundancia de las especies, o según estos cambios muestren tendencia creciente o decreciente, o la tendencia creciente o decreciente esté por debajo de la respuesta máxima alcanzable; o su respuesta sea unimodal simétrica o asimétrica. Estas curvas son ecológicamente interpretables y proporcionan información sobre la amplitud de nicho y el óptimo ecológico para cada especie modelizada (JANSEN & OKSANEN 2013).

Esta aproximación metodológica, combinando técnicas de ordenación tipo DCA y modelos HOF, se ha aplicado poco a gradientes ambientales amplios y heterogéneos considerando variaciones climáticas y geomorfológicas a escala regional (HRIVNÁK et al. 2014), principalmente por la falta de fuentes de datos ambientales y de vegetación junto con un número de parcelas suficientemente amplio. No obstante, los inventarios forestales proporcionan datos cuantitativos de la abundancia de las especies forestales y de las variables ambientales locales en numerosas parcelas de campo distribuidas por todo el país, que se pueden usar, entre otras cosas, para describir los procesos espaciales y ambientales que determinan los cambios en composición de las comunidades forestales a lo largo de amplios gradientes espaciales y ambientales (OLTHOFF et al. 2016a) como el que se encuentra de norte a sur en la provincia de Palencia. Así mismo, una vez identificadas las coenoclinas, empleando técnicas de análisis espacial, como la partición de la varianza, es posible determinar la contribución de los grupos de variables ambientales que influyen en la distribución de la composición de especies forestales mediante matrices de distancia como la de Coordenadas Principales de Matrices Vecinas (PCNM, por sus siglas en inglés).

Finalmente, debido al hecho de que los ejes del DCA se interpretan como coenoclinas, y a que los patrones espaciales como distribución no aleatoria de plantas u otros organismos en el espacio implican un cierto valor de predictibilidad (DALE 2000), es posible predecir valores del DCA en zonas no muestreadas a partir de técnicas de interpolación geoestadísticas conociendo las coordenadas geográficas de una serie de muestras (p. ej. parcelas forestales). Si bien no existe un método estándar para múltiples datos categóricos, como lo son los datos de las comunidades vegetales, los métodos de interpolación kriging son bastante usados porque aseguran que las predicciones o estimaciones son imparciales y tienen varianza mínima (CRESSIE 1993), y específicamente por medio del método kriging ordinario (KO), es posible cartografiar la distribución de las asociaciones de especies. El KO asegura que las predicciones o estimaciones son imparciales, parten de un conocimiento del comportamiento de la variable en el espacio (p. ej. a partir de una coenoclina), y evita muestras redundantes al dar diferente ponderación a las muestras que están muy próximas espacialmente y que proceden de una misma zona (GALLARDO y MAESTRE 2008), como sucede por ejemplo con las parcelas del inventario forestal español.

Se parte de la hipótesis de que el conocimiento de los factores que controlan la distribución y abundancia de las especies forestales es crucial para comprender la ecología y dinámica de las masas forestales y su respuesta a cambios ambientales (cambio climático) o prácticas de gestión, y que la interpolación de la información obtenida en mapas de vegetación con la ayuda de técnicas geoestadísticas puede ayudar a inferir los procesos que configuran las comunidades ecológicas. Los patrones de distribución de especies a lo largo de gradientes ambientales proporcionan información



tanto desde un punto de vista teórico como de gestión y conservación. Así, el conocimiento de las relaciones especie-ambiente identificando patrones de biodiversidad y productividad es imprescindible para mejorar los planes de gestión y conservación de los bosques, garantizando el desarrollo de planes de restauración ecológica más realistas (ONAINDIA et al. 2013). Además, la identificación de los nichos efectivos de las especies y el conocimiento de la composición y dinámica de las masas pueden ser una importante información a considerar en los modelos de predicción de respuestas potenciales al cambio climático (BELLARD et al. 2012).

2. Objetivos

El objetivo general fue describir los patrones de distribución y las propiedades del nicho efectivo de las principales especies forestales (árboles y arbustos), a lo largo de dos gradientes ambientales complejos, identificados en un área de transición entre las regiones biogeográficas Atlántica y Mediterránea en el norte de España, utilizando para ello datos de 772 parcelas muestreadas en la provincia de Palencia durante el Tercer Inventario Nacional Forestal (IFN3; 1997-2007). Para ello se plantean los siguientes objetivos específicos: i) Identificar la contribución relativa de los procesos espaciales y ambientales (variables climáticas, topográficas y edáficas) que explican el cambio en la composición de especies de las masas forestales a lo largo del gradiente ambiental que atraviesa de norte a sur la provincia de Palencia; ii) Describir el patrón de respuesta individual y las características de nicho de las principales especies arbóreas y arbustivas a lo largo de las dos principales coenoclinas identificadas; y iii) Describir y mapear el patrón de variación espacial de las comunidades forestales (árboles y arbustos), a lo largo de la principal coenoclina identificada (el complejo gradiente topográfico-climático de norte a sur a lo largo de la provincia de Palencia), mediante un análisis combinado de técnicas de ordenación (DCA) con técnicas geoestadísticas, como el kriging ordinario.

3. Metodología

En este trabajo se han utilizado datos del Tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3) correspondiente a la provincia de Palencia. Esta provincia se halla en la confluencia de dos regiones biogeográficas (Atlántica y Mediterránea) y dos unidades geomorfológicas (Cordillera Cantábrica y Meseta Castellana), lo que se refleja en un gradiente climático norte-sur, con claras condiciones atlánticas de mayores precipitaciones y menores temperaturas en el norte y el aumento gradual de los meses con déficit hídrico hacia el sur, donde predominan las condiciones mediterráneas, más cálidas y secas. Existe también un gradiente altitudinal claramente contrastado, que condiciona esa gradación climática norte-sur. Este gradiente altitudinal-topográfico norte-sur de 140 km de longitud, presenta alturas que superan los 2500m en la Cordillera Cantábrica en el norte, y alturas promedio de 800m en la Meseta Castellana en el centro-sur. La meseta comprende a su vez tres unidades geomorfológicas (páramos detríticos, tierra de campos y páramos calcáreos) en las que si bien la altura va descendiendo hacia el sur, no es el extremo sur del gradiente el que tiene la menor altura, sino tierra de campo, hacia el centro del gradiente. Todo esto hace que la provincia de Palencia sea un área de transición atlántico-mediterránea particularmente interesante para analizar la distribución espacial de especies forestales así como para caracterizar sus nichos.

Para este estudio se consideraron únicamente 772 parcelas de las 903 disponibles para la provincia de Palencia. Se excluyeron 106 parcelas correspondientes a bosques riparios, al estar su composición florística más relacionada con el régimen de agua que con las variables ambientales consideradas en este estudio, y 25 parcelas por carecer de información completa de las variables ambientales seleccionadas (ver OLTHOFF et al. 2016c).

Los datos de altitud (739-2162 m) y pendiente (0-38°) se obtuvieron a partir del Modelo Digital del terreno (MDT 200m) del Instituto Nacional Geográfico de España, usando la herramienta 3D

Análisis en ArcGIS (version 10, ESRI, Redlands, CA, USA). Los datos de precipitación anual (407-1892 mm) y temperatura media anual (5.1-12.1 °C) se obtuvieron a partir del Atlas digital Agroclimático de Castilla y León, usando la misma herramienta de análisis 3D en ArcGIS. Los datos de variables edáficas se tomaron del IFN3. Para los datos de vegetación se consideró la abundancia de todas las especies leñosas (árboles y arbustos) presentes en cada una de las 772 parcelas del IFN3 seleccionadas, estimada como porcentaje de cobertura a partir de la base de datos de IFN3. Un total de 124 taxones (31 % árboles y 69 % arbustos) pertenecientes a 25 familias fueron registrados para el conjunto de las 772 parcelas seleccionadas.

En primer lugar se aplicó un DCA sobre la matriz de las 772 parcelas y sus datos de cobertura para las 146 especies presentes, para identificar los principales gradientes ambientales que determinan la abundancia de especies (i.e. coenoclinas asociados a los ejes de ordenación, LAWESSON & OKSANEN 2002). El DCA construye ejes de ordenación basados en la similitud florística que existe entre las parcelas, medida en unidades de desviación estándar, de modo que las unidades del DCA pueden ser interpretadas como unidades de cambio en la composición de especies (LAWESSON & OKSANEN 2002). Para ayudar en la interpretación de las coenoclinas, las variables ambientales se correlacionaron con las coordenadas de los dos principales ejes de ordenación DCA. Las variables explicativas consideradas en el análisis fueron: climáticas (precipitación y temperatura medias anuales), topográficas (altitud, pendiente y unidad morfo-estructural) y edáficas (pedregosidad, textura y materia orgánica). Para conocer el peso o importancia relativa de cada variable ambiental en el proceso de cambio de la composición florística de las comunidades forestales a lo largo del gradiente atlántico-mediterráneo se realizó un análisis de partición de la varianza.

Para ajustar el patrón de distribución de 15 especies arbóreas y 36 arbustivas a lo largo de las dos primeras coenoclinas (DCA1 y DCA2) se calibraron los modelos HOF (HUISMAN et al. 1993) con los datos de cobertura de las 772 parcelas del IFN3. A partir de los modelos HOF se pudo calcular, para las especies que mostraron respuesta unimodal (modelos HOF IV y V), el óptimo (μ , coordenada del DCA1 ó DCA2 donde la especie alcanza el máximo valor de cobertura), la amplitud de nicho ($2t$, intervalo de tolerancia de la especie) y la máxima probabilidad de ocurrencia (h) de las principales especies leñosas (arbóreas y arbustivas) en el óptimo (LAWESSON & OKSANEN 2002). Se calculó, además, el solapamiento de nicho que indica el grado de solapamiento mutuo de las curvas de respuesta de cada pareja de especies, de árboles por un lado y de arbustos por otro, usando la función "*nichelap*" (LAWESSON & OKSANEN 2002). Todos los análisis fueron realizados en R (versión 3.2.2), usando el paquete "vegan" para los análisis multivariantes (versión 2.3-2) y el paquete "eHOF" para los modelos HOF (versión 1.7).

A partir de los valores obtenidos en el DCA1 para las 772 parcelas, se analizó la variación espacial mediante la función de semivariograma empírico, que fue ajustado a un modelo esférico porque no sólo es el único modelo que alcanza un *sill* verdadero (es decir, considera la máxima varianza entre pares de puntos) en un distancia equivalente a su rango, sino que además fue el que mejor ajustó (con un porcentaje de confiabilidad del 99,2 %). El rango de correlación espacial estuvo dado por el rango del gradiente estudiado (en este caso 140 km). Se comprobó que aparentemente no había un efecto de anisotropía, ya que en los semivariogramas aplicados a las cuatro direcciones N-S (0°), NE-SW (45°), E-W (90°), NW-SE (135°) se obtuvieron *nuggets* y rangos similares (CHICA-OLMO 2005). A partir de los parámetros del semivariograma con los valores del DCA1, y mediante el método de interpolación kriging ordinario se construyó un mapa temático de vegetación.

4. Resultados

La ordenación de las 772 parcelas del IFN3 está determinada, principalmente, por las diferencias climáticas norte-sur (DCA1, coenoclina principal), aunque una segunda coenoclina (DCA2)

muestra un recambio de especies en relación con la pendiente que condiciona la ubicación de determinadas comunidades forestales dentro de cada unidad morfoestructural (Figura 1.b). La primera coenoclina (DCA1) muestra un recambio en la composición florística de los bosques, tanto de frondosas como de coníferas, que refleja el conocido gradiente climático atlántico-mediterráneo (Figura 1a). En líneas generales, los bosques más atlánticos, sombríos, fríos y húmedos sobre suelos moderadamente ricos y ácidos van siendo sustituidos por los bosques mediterráneos sub-húmedos y semi-áridos, más abiertos, secos y oligotróficos (en las partes media y sur del gradiente) (Figura 1b). En particular, los bosques caducifolios de las montañas del Norte dominados por *Fagus sylvatica* L. y *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. van siendo reemplazados por los de *Quercus pyrenaica* Willd., y estos a su vez por los de *Quercus faginea* Lam. y *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. a medida que la aridez aumenta hacia el Sur de la provincia (Figura 1). En tanto que los bosques de coníferas de las montañas y páramos detríticos son principalmente *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* J.F.Arnold, mientras que en los páramos calcáreos del sur dominan plantaciones de *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinea* L. y *Cupressus sempervirens* L. Existe también un recambio de especies arbóreas en relación al gradiente de la pendiente (DCA2), ocupando por un lado los bosques nativos de *Juniperus* spp., *Q. petraea*, *Q. pyrenaica*, *F. sylvatica* en las laderas de pendientes más pronunciadas; y plantaciones de coníferas de *P. nigra*, *Pinus pinaster* Aiton dominan las zonas más llanas (Figura 1).

La composición de las comunidades arbustivas del sotobosque experimenta un recambio a lo largo del gradiente climático atlántico-mediterráneo identificado, y un paralelismo con el recambio de las especies arbóreas dominantes (Figura 2). El recambio va desde los matorrales de alta montaña dominados por *Sorbus aucuparia* L., *Ilex aquifolium* L. y *Vaccinium myrtillus* L., y matorrales atlánticos dominados por *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Daboecia cantabrica* (Huds.) K.Koch y *Erica cinerea* L. en el norte de la provincia (extremo negativo del DCA1), hasta los matorrales más mediterráneos del sur representados por *Thymus* spp. L., *Lavandula* spp., *Dorycnium pentaphyllum* Scop., *Santolina rosmarinifolia* L. y *Ononis tridentata* L. (extremo positivo del DCA1). Finalmente, se observa un remplazo de la dominancia de los matorrales a lo largo del gradiente de pendiente (DCA2), desde los representativos de zonas rocosas y pendientes escarpadas (*Amelanchier ovalis* Medik., *Ligustrum vulgare* L., *Genista scorpius* (L.) D.C.; extremo positivo del DCA2), hacia los característicos de las tierras llanas de los páramos calcáreos del sur (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Helianthemum* spp.; extremo negativo del DCA2).

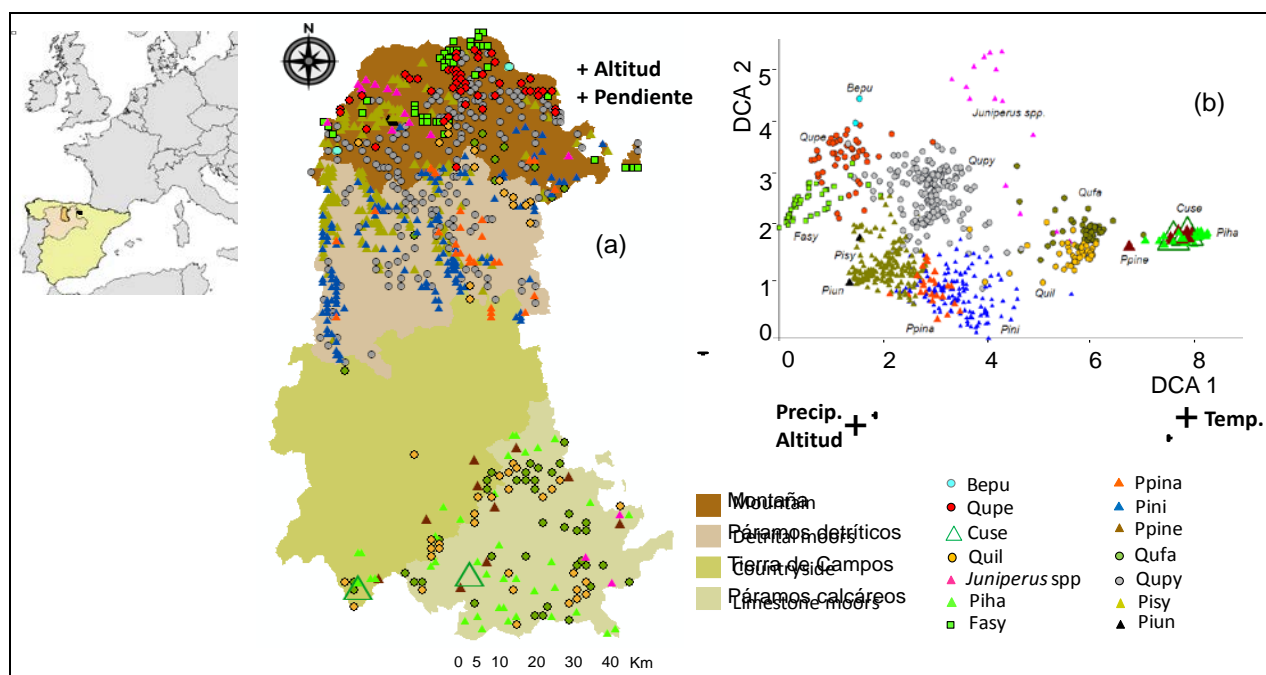


Figura 1. (a) Localización de las 772 parcelas del IFN3 de la provincia de Palencia consideradas en el estudio, identificadas por la especie arbórea dominante; y (b) Ordenación de las mismas parcelas, sobre el primer plano factorial del DCA (OLTHOFF et al. 2016c). Códigos de especies: Bepu= *Betula pubescens*, Cuse=*Cupressus sempervirens*, Fasy= *Fagus sylvatica*, Piha= *Pinus halepensis*, Pini= *P. nigra*, Ppina= *P. pinaster*, Ppine= *P. pinea*, Pisy= *P. sylvestris*, Piun= *Pinus uncinata*, Quil= *Quercus ilex* subsp. *ballota*, Qufa= *Q. faginea*, Qupe= *Q. petraea*, Qupy= *Q. pyrenaica*.

Como era de esperar, dada la longitud y complejidad del gradiente ambiental considerado, las curvas de respuesta unimodal (Modelos IV y V; Figura 3) fueron las más frecuentes entre las especies modelizadas (86%). Se encontraron muy pocas especies de respuesta monótona (modelos II y III), estas fueron más frecuente entre las especies cuyos óptimos se ubican cerca de los extremos de los gradientes como sucede en nuestro estudio para *F. sylvatica* y *P. halepensis* respecto a la primera coenoclima (DCA1), y con *P. nigra* y *J. sabina* L. respecto a la segunda (DCA2). Ninguna especie (árboles o arbustos) presentó respuesta indeterminada (modelo I, i.e. sin cambios en su abundancia a lo largo del gradiente). Predominan las curvas de respuesta asimétrica (modelo V) frente a la simétrica (modelo IV), entre las especies con respuesta unimodal y sobre todo para los árboles. Sin embargo, pocas de ellas muestran una asimetría muy marcada (*P. sylvestris*, *P. pinea* a lo largo del DCA1) y para los arbustos (p.e. a lo largo del DCA2) y tienen, asimismo, su óptimo cerca de los extremos del gradiente.

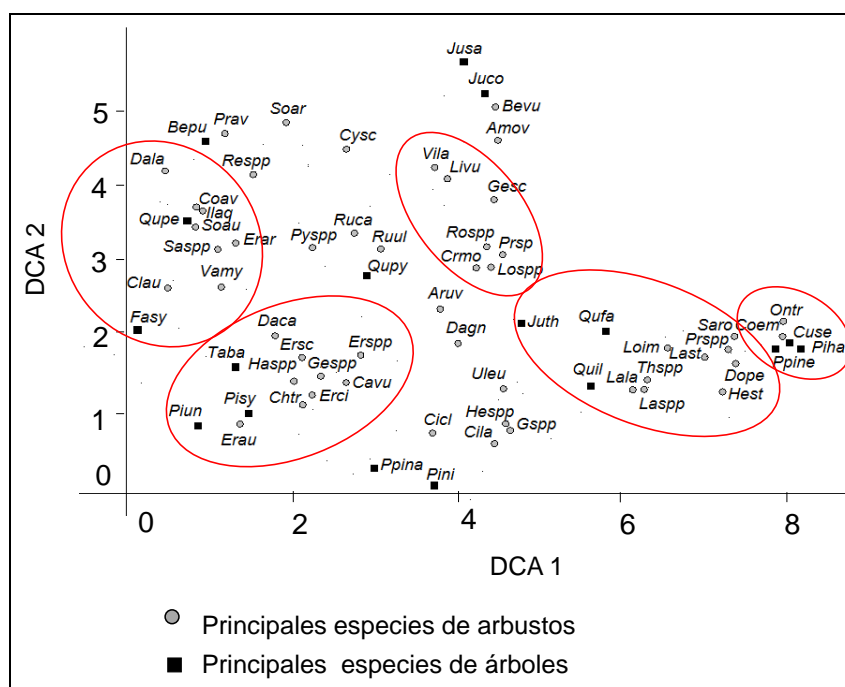


Figura 2. Ordenación DCA de las especies arbóreas y arbustivas. Las especies arbustivas se agrupan (círculos rojos) en los cinco grupos seriales descritos por SAN MIGUEL et al. (2004): matorrales de alta montaña asociados a *Q. petraea* y *F. sylvatica*; matorrales atlánticos que suponen la etapa de sustitución de las formaciones boscosas de más humedad, con predominio de ericáceas y brezales; matorrales de las orlas de bosques y sotos húmedos que constituyen la primera etapa de sucesión hacia bosques más húmedos; matorrales calcícolas de degradación de los bosques de *Q. ilex* y *Q. faginea*; y matorrales de páramos margosos y yesíferos; constituyendo los dos últimos grupos el matorral mediterráneo. Códigos de especies en Figura 1, excepto: Amov= *Amelanchier ovalis*, Aruv= *Arctostaphylos uva-ursi*, Cavu= *Calluna vulgaris*, Chtr= *Chamaespartium tridentatum*, Cicl= *Cistus clusii*, Cila= *Cistus ladanifer*, Clau= *Cistus laurifolius*, Coem= *Coronilla emerus*, Coav= *Corylus avellana*, Crmo= *Crataegus monogyna*, Cysc= *Cytisus scoparius*, Daca= *Daboecia cantabrica*, Dagn= *Daphne gnidium*, Dala= *Daphne laureola*, Dope= *Dorycnium pentaphyllum*, Erar= *Erica arborea*, Erau= *Erica australis*, Erci= *Erica cinerea*, Ers= *Erica scoparia*, Erspp= *Erica* spp., Geflo= *Genista florida*, Gesc= *Genista scorpius*, Gespp= *Genista* spp., Gspp= *Genistella* spp., Haspp= *Halimium*, Hest= *Helichrysum stoechas*, Ilaq= *Ilex aquifolium*, Juco= *Juniperus communis*, Jusa= *Juniperus sabina*, Juth= *Juniperus thurifera*, Lala= *Lavandula latifolia*, Laspp= *Lavandula* species, Last= *Lavandula stoechas*, Livu= *Ligustrum vulgare*, Loim= *Lonicera implexa*, Lospp= *Lonicera* spp., Ontr= *Ononis tridentata*, Prsp= *Prunus spinosa*, Prspp= *Prunus* spp., Rospp= *Rosa* spp., Ruca= *Rubus caesius*, Ruul= *Rubus ulmifolius*, Saro= *Santolina*



rosmarinifolia, Soar= *Sorbus aria*, Soau= *Sorbus aucuparia*, Taba= *Taxus baccata*, Thspp= *Thymus spp.*, Uleu= *Ulex europaeus*, Vamy= *Vaccinium myrtillus*, Vila= *Viburnum lantana*.

Las especies arbustivas con mayor probabilidad de frecuencia en ambas coenoclinas tienen sus óptimos hacia los extremos del gradiente, al contrario de lo encontrado para las especies arbóreas en las mismas coenoclinas. Sin embargo, en la parte media de los gradientes predominan especies con nichos relativamente amplios. También tienen nichos amplios las especies que ocupan ambientes con fuerte contraste (p. ej. *Q. ilex* y *Rosa spp.* L. en las montañas y páramos calizos, *Cytisus scoparius* (L.) Link en las montañas y páramos detríticos, y las especies como *Calluna vulgaris* indicadora de empobrecimiento de los suelos en claros de bosques y bosques cerrados en zonas con cierta pendiente). También tienen nichos amplios especies en ambientes de transición entre diferentes unidades morfoestructurales y, en consecuencia, sometidas a mayor diversidad de condiciones ambientales (*Q. pyrenaica* entre montañas y páramos detríticos, y *Q. faginea* entre páramos detríticos y calizos).

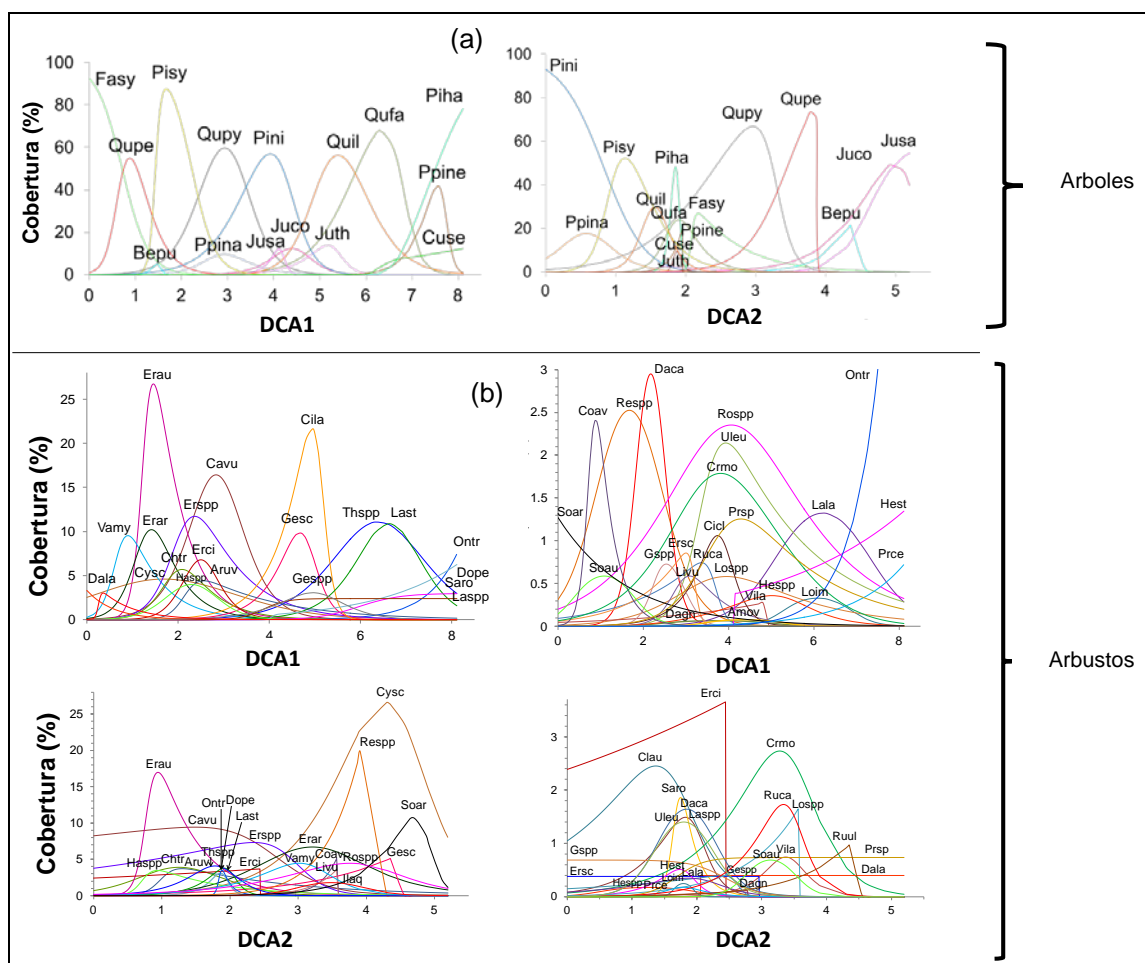


Figura 3. Curvas de respuesta derivadas de los modelos HOF, para (a) las principales especies de árboles (OLTHOFF et al. a y c); y (b) de arbustos (OLTHOFF et al. a y b) en la provincia de Palencia, en relación con las principales coenoclinas (DCA1 y DCA2). Códigos de especies en Figuras 1 y 2.

En cuanto a la contribución relativa de los procesos espaciales y ambientales a lo largo del gradiente atlántico-mediterráneo analizado, la proporción de variación explicada por las variables ambientales fue del 28%, mientras que las variables espaciales el 26%. En concreto, para las variables espaciales a escala amplia la varianza fue menor al 1%, mientras que fue del 25% para las variables espaciales a pequeña escala. De esta manera, los resultados muestran que a escalas

espaciales pequeñas una gran variación en la composición de especies se explica por factores ambientalmente estructurados (10%). También a pequeña escala, encontramos un componente puramente espacial que contribuye con un 5% de la variación. Entre las variables ambientales, la topografía (altitud y pendiente) fue el factor ambiental más influyente (12%), seguido del clima 9% (temperatura y precipitación) y las variables edáficas (8%). Las variables ambientales espacialmente estructuradas y las variables espaciales a pequeña escala explican en mayor medida la distribución de las comunidades forestales, en comparación con las variables espaciales a gran escala.

Finalmente, las diferentes áreas que muestra el mapa temático de vegetación obtenido (Figura 4) pueden interpretarse analizando la distribución de valores kriging del DCA1. De esta manera, los valores de 0 a 1,48 corresponden al norte montañoso con condiciones climático-topográficas que permiten el desarrollo del bosque caducifolio atlántico dominado por *F. sylvatica* y *Q. petraea*, con sotobosque de *Daphne laureola* L., *Erica arbórea* L., *Vaccinium myrtillus*, *Corylus avellana* L. Este estrato arbustivo se mezcla, además, con *Sorbus aria* (L.) Crantz y *Prunus avium* (L.) L. e *I. aquifolium* bajo los bosques de *Betula pubescens* Ehrh ubicados en los fondos de valle húmedos. También coexisten relictos de *Taxus baccata* L. y *P. sylvestris*. Los valores de interpolación entre 1,49 y 2,36 representan las comunidades tanto naturales como de plantaciones de *P. sylvestris* y muy pocos *P. uncinata* DC., con un sotobosque dominado por matorral atlántico de *C. avellana*, *Daboecia cantrabrica*, *Chamaespartium tridentatum* (L.) P.E.Gibbs, *Erica* spp. y *Halimium* spp (Dunal) Spach. Estas especies constituyen la etapa de sustitución de las formaciones boscosas más húmedas ocupando áreas de los páramos detríticos. Entre valores de interpolación 2,37 y 3,03 comienza el dominio de *Q. pyrenaica* como especie representativa del dominio florístico Mediterráneo-Ibero-Atlántico. Pudiendo considerarse esta área como la de transición entre las condiciones atlánticas y las mediterráneas. Entre valores de interpolación 3,04 y 5,85 *Q. pyrenaica* continua dominando el área junto a matorrales de las orlas de bosques y sotos húmedos constituidos por *Viburnum lantana* L., *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa* L., *Lonicera* spp. L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Genista scorpius*, entre otras. También encontramos en esta parte media a *Juniperus* spp. como representativa de la vegetación oro-mediterránea, localizada en las partes altas de las mesetas y en las estribaciones montañosas del norte palentino; las especies arbustivas acompañantes son *Amelanchier ovalis*, *L. vulgare* en los afloramientos rocosos y *G. scorpius* en el piedemonte, mientras que *P. nigra* y *P. pinaster* dominan en las zonas planas; *Helianthemum* spp., más xerófilas, constituyen el sotobosque de *P. nigra*. En los páramos calcáreos, con valores de interpolación entre 5,86 y 8,11, las condiciones más mediterráneas con mayores temperaturas y una más intensa sequía estival, determinan la coexistencia de las esclerófilas y típicamente mediterráneas *Q. ilex* subsp. *ballota* y *Q. faginea*. Precisamente, *Q. faginea* está más adaptada que *Q. ilex* a los suelos arcillosos-calcáreos. En los sitios más fríos con suelos poco profundos este bosque se sustituye por relictos de *Juniperus thurifera* L. Los bosques de coníferas consisten en plantaciones de *P. halepensis*, *P. pinea* y *C. sempervirens*, con un sotobosque dominado por arbustos heliófilos típicos de suelos calcáreos, tales como *Prunus* spp., *Santolina rosmarinifolia*, *Ononis tridentata* (típica de suelos yesíferos). Otros matorrales calcícolas, se desarrollan bajo *Q. ilex*, es el caso de *D. pentaphyllum*, *Lavandula latifolia* Medik. y *Thymus* spp. Mientras que el sotobosque de los bosques de *Q. faginea* están dominados por *Rosa* spp., *P. spinosa*, y *G. scorpius*.



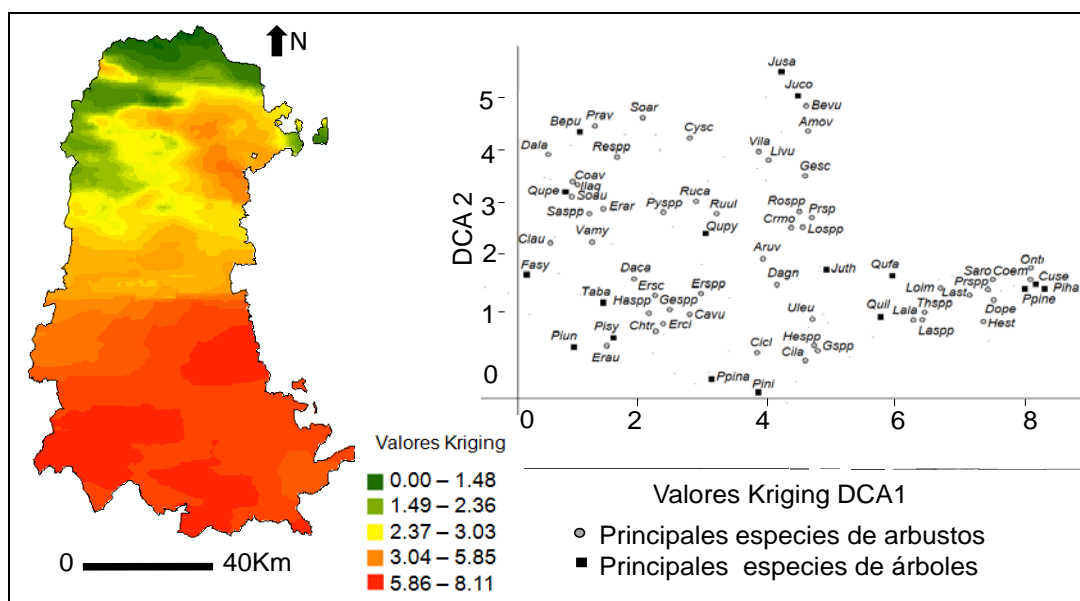


Figura 4. Mapa de interpolación mediante el método Kriging ordinario para las masas forestales a lo largo del DCA1 (gradiente climático-topográfico de norte a sur de la provincia de Palencia); y especies arbóreas y arbustivas principales a lo largo de los dos primeros ejes del DCA. Código de especies en Figuras 1 y 2 (OLTHOFF et al. 2016b).

5. Discusión

El cambio en la composición florística de los bosques a lo largo del gradiente ambiental atlántico-mediterráneo, típico del norte de España, muestra que las variables ambientales espacialmente estructuradas y las variables espaciales a pequeña escala explican en mayor medida la distribución de las comunidades forestales, en comparación con las variables espaciales a gran escala. De esto se deduce que la partición del nicho es el principal proceso que influye en los cambios de abundancia de las especies forestales a lo largo del gradiente estudiado (PUNCHI-MANAGE et al. 2014) y es importante para explicar la segregación espacial en la distribución de las especies forestales. Así mismo, el componente puramente espacial a pequeña escala puede atribuirse a variables ambientales no observadas y espacialmente estructuradas, o bien a aspectos propios de la dinámica de las comunidades observadas, p. ej. la dispersión de semillas (LEGENDRE et al. 2005). No obstante, es posible que la ausencia de patrones a gran escala pudiera ser debida al hecho de no haber considerado variables espacialmente estructuradas cuantitativas muy influyentes según demuestran otros estudios (CORNEY et al. 2004), como las relacionadas con la química del suelo (nutrientes, hojarasca, profundidad del horizonte rico en materia orgánica), por no estar disponibles en la base de datos del IFN3. Estos resultados están de acuerdo con la teoría que predice la dominancia de los procesos de nicho sobre los patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes (JONES et al. 2006).

El predominio de las curvas de respuesta unimodal sugiere una alta tasa de renovación de especies y, por tanto, de cambio en la composición florística de los bosques a lo largo del gradiente norte-sur. Esto concuerda con lo encontrado por otros autores (LAWESON & OKSANEN 2002; RYDGREN et al. 2003), quienes justifican la mayor frecuencia relativa de las curvas unimodales (modelos HOF IV y V) frente a las respuestas monótonas (modelos HOF II y III) a medida que aumenta la tasa de recambio de especies a lo largo de los gradientes, del mismo modo que disminuye la frecuencia de las respuestas indeterminadas (modelo HOF I). Así mismo, predominan las curvas de respuesta asimétrica frente a la simétrica, entre las especies con respuesta unimodal, y sobre todo para los árboles, al contrario de lo encontrado por otros autores para gradientes ambientales largos (RYDGREN et al. 2003). Por tanto, la forma de las curvas de respuesta viene determinada por las características de las especies y de los gradientes (p. ej. longitud).

La baja probabilidad de ocurrencia de las especies arbustivas (OLTHOFF et al. 2016a), en comparación con la de árboles (OLTHOFF et al. 2016a, c) a lo largo de ambas coenoclinas, puede deberse al muestreo no tan exhaustivo realizado sobre arbustos durante el tercer inventario forestal, ya que la identificación de los arbustos está limitada a una lista taxonómica predefinida donde las especies individuales se diferencian sólo si tienen una frecuencia considerable (>2%) y si logran ser exitosamente identificadas por las cuadrillas de campo, mientras que el resto se agrupan a nivel de género o familia.

Los nichos estrechos de algunas especies de árboles (*P. pinea*, *P. halepensis* y *C. sempervirens* a lo largo del DCA2) se explican por ser plantaciones ubicadas en zonas de los páramos calizos con muy baja pendiente. Otros nichos estrechos de algunas especies arbóreas, como *J. sabina* a lo largo del DCA1 y *B. pubescens* a lo largo de las dos coenoclinas, se pueden explicar por su alta especialización de hábitat, bien por cuestiones edáficas o topográficas (exposición, pendiente). Como se esperaba, de acuerdo con THUILLER et al. (2004), los nichos de ciertas especies relacionadas ecológicamente se solapan considerablemente (p. ej. *Q. ilex* y *Q. faginea* DCA1; o *P. nigra* y *P. pinaster*). Las relaciones más o menos equilibradas entre especies, indicando coexistencia (LAWESSON & OKSANEN 2002), son numerosas (en el caso de los árboles: *Q. pyrenaica* y *P. nigra* en los páramos detríticos; *Q. ilex* y *Q. faginea*, en los páramos calcáreos; en el caso de los arbustos: *V. myrtillus* y *E. arborea* en las montañas, *Erica* spp. y *C. vulgaris* en los páramos detríticos y *Thymus* spp. y *L. stoechas* en los páramos calcáreos). Este resultado parece apoyar la idea de que las especies arbóreas con nichos localizados hacia el centro del gradiente (DCA1) son capaces de moverse hacia el norte en respuesta a escenarios de cambio climático, de hecho existen estudios que han predicho una migración ascendente de las comunidades de árboles mediterráneos en España (URLI et al. 2014). En contraste, las especies localizadas en la montaña (extremo del gradiente) al tener nichos más estrechos demuestran que son especies más especializadas, es el caso de *P. sylvestris*, *F. sylvatica*, *C. avellana*, *D. cantabrica*, *Erica australis* L., *E. arborea* y *V. myrtillus*. Esta situación puede llegar a comprometer la supervivencia a largo plazo de estas masas forestales en un escenario de aumento de temperaturas, ya que el único desplazamiento posible que tienen es en altura, lo que reduciría notablemente su área de distribución (BENITO-GARZÓN et al. 2013; GARCÍA-VALDÉS et al. 2013).

6. Conclusiones

La metodología utilizada, combinando análisis espacial (análisis de coordenadas principales de matrices vecinas y geoestadística), coenoclinas (ordenación) y modelos HOF, y tomando como base de datos el inventario forestal nacional para la provincia de Palencia, permite una evaluación objetiva de la forma de las curvas de respuesta de las especies a lo largo de gradientes ecológicos complejos, así como de los factores espaciales y ambientales (variables climáticas, topográficas y edáficas) implicados en sus patrones de distribución. No obstante, debería llevarse a cabo un enfoque más global, considerando los patrones de distribución de grupos funcionales a lo largo de las coenoclinas, como se pretende abordar en un futuro próximo. Así mismo, la metodología empleada puede ser usada para planificar futuras prácticas de gestión, puesto que el análisis de datos de los inventarios forestales nacionales recogidos en diferentes fechas puede ayudar a los técnicos a identificar fácilmente diferentes patrones de distribución de las especies y cambios en su amplitud de nicho, y a relacionarlos con cambios ambientales o de gestión. No obstante, se deberían resolver las limitaciones de la identificación taxonómica de los arbustos en futuros inventarios forestales nacionales, para poder identificar indicadores más predecibles para el estrato arbustivo, así como ampliar el rango de variables ambientales, sobre todo edáficas, estimadas cuantitativamente.

7. Agradecimientos

A Ángel Cristóbal Ordóñez, técnico del Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA) por su asistencia en el uso de la base de datos del IFN3. A la Dra. Cristina Gómez y al Dr. David Green, del Dpto. de Geografía y Medio Ambiente de la Escuela de Geociencias en la Universidad de Aberdeen (Reino Unido) por la oportunidad de la estancia predoctoral en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica.

8. Bibliografía

BELLARD, C.; BERTELSMEIER, C.; LEADLEY, P.; THUILLER, W.; COURCHAMP, F.; 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Letters* 15, 365-377.

BENITO-GARZÓN, M.; RUIZ-BENITO, P.; ZAVALA, M.A.; 2013. Inter-specific differences in tree growth and mortality responses to climate determine potential species distribution limits in Iberian forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 22:1141-1151.

CHICA-OLMO, M.; 2005. La geoestadística como herramienta de análisis espacial de datos del inventario forestal. *Cuadernos de la SECF* 19:47-55.

CRESSIE, N.; 1993. Statistics for spatial data. Wiley. 900 pp. N.Y.

CORNEY, P.M.; LE DUC, M.G.; SMART, S.M.; KIRBY, K.J.; BUNCE, R.G.H.; MARRS, R.H.; 2004. The effect of landscape-scale environmental drivers on the vegetation composition of British woodlands. *Biol. Cons.* 120:491-505.

DALE, M.; 2000. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, UK.

GALLARDO, A.; MAESTRE, F.; 2008. Métodos geoestadísticos para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos. En: MAESTRE, F.; ESCUDERO, A.; BONET, A. (eds.): Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones. 215-272. Universidad Rey Juan Carlos & Dykinson S.L. Madrid.

GARCÍA-VALDÉS, R.; ZAVALA, M.A.; ARAÚJO, M.B.; PURVES, D.W.; 2013. Chasing a moving target: projecting climate change-induced changes in non-equilibrium tree species distributions. *J. Ecol.* 101:441-453.

HUISMAN, J.; OLFF, H.; FRESCO, L.; 1993. A hierarchical set of model for species response analysis. *J. Veg. Sci.* 4, 37-46.

HRIVNÁK, R.; GÖMÖRY, D.; SLEZÁK, M.; UJHÁZY, K.; HÉDL, R.; JARČUŠKA, B.; UJHÁZYOVÁ, M.; 2014. Species Richness Pattern along Altitudinal Gradient in Central European Beech Forests. *Folia Geobot.* 49, 425-441.

JANSEN, F.; OKSANEN, J.; 2013. How to model species responses along ecological gradients – Huisman–Olff–Fresco models revisited. *J. Veg. Sci.* 24, 1108-1117.

JONES, M.M.; TUOMISTO, H.; CLARK, D.B.; OLIVAS, P.; 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *J. Ecol.* 94:81-195.

LAWESSON J., OKSANEN J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *J. Veg. Sci.* 13, 179-290.

- LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P.R.; 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol. Monogr.* 75:435-450.
- OLTHOFF, A.E.; ALDAY, J.G.; MARTÍNEZ-RUIZ, C.; 2016a. Patrones de distribución de especies arbustivas respecto a arbóreas a lo largo de un gradiente ambiental atlántico-mediterráneo: una aproximación a partir de datos del tercer Inventario Forestal Nacional. *Ecosistemas* 25(3), 22-34.
- OLTHOFF, A.E.; GÓMEZ, C.; ALDAY, J.G.; MARTÍNEZ-RUIZ, C.; 2016b. Mapping forest vegetation patterns in an Atlantic-Mediterranean transitional area by integration of ordination and geostatistical techniques. *J. Plant Ecol.* doi: 10.1093/jpe/rtw112
- OLTHOFF, A.; MARTÍNEZ-RUIZ C.; ALDAY, J.G.; 2016c. Distribution patterns of forest species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from forest inventory data. *Forestry* 89, 46-54.
- ONAINDIA, M.; AMETZAGA, I.; SAN SEBASTIÁN, M.; MITXELENA, A.; RODRÍGUEZ-LOINAZ, G.; PEÑA, L.; ALDAY, J.G.; 2013. Can understorey native woodland plant species regenerate under exotic pine plantations using natural succession? *For. Ecol. Manage.* 308:136-144.
- PERELMAN, S.; BATISTA, W.; LEÓN R.; 2005. Métodos para el estudio de la vegetación. En: OESTERHELD M., AGUIAR M., GHERSA C., PARUELO J.M. (eds.): La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. pp. 321-350. Facultad de Agronomía-Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- PUNCHI-MANAGE, R.; WIEGAND, T.; WIEGAND, K.; GETZIN, S.; GUNATILLEKE, C.S.; GUNATILLEKE, I.N.; 2014. Effect of spatial processes and topography on structuring species assemblages in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Ecology* 95:376-386.
- RYDGREN, K.; OKLAND, R.H.; OKLAND, T.; 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *J. Veg. Sci.* 14:869-880.
- SAN MIGUEL, A.; ROIG, S.; CAÑELLAS, I.; 2004. Fruticeticultura. Gestión de arbustados y matorrales. En: Montero, G.; Serrada, R. (eds.); Compendio de Selvicultura Aplicada en España. DGCONA. pp 1-51. Madrid.
- THUILLER, W.; LAVOREL, S.; MIDGLEY, G.; LAVERGNE, S.; REBELO, T.; 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85:1688-1699.
- URLI, M.; DELZON, S.; EYERMANN, A.; COUALLIER, V.; GARCÍA-VALDÉS, R.; ZAVALA, M.A.; PORTÉ A.J.; 2014. Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains. *J. Veg. Sci.* 25:147-159.
- WHITTAKER, R.; 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* 42(2):207-264.