



Universidad de Valladolid
Campus de Palencia

**ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR
DE INGENIERÍAS AGRARIAS**

Máster en Ingeniería de Montes

Papel de los arbustos nodriza en la
conservación de la biodiversidad de
pastizales posminería en la montaña
palentina

Alumno: Miguel Manso Arribas

Tutora: Carolina Martínez Ruiz

Cotutor: Juan García Duro

Enero de 2024

1. INTRODUCCIÓN	3
1.1. Antecedentes	3
1.2. Justificación	5
2. OBJETIVOS	9
3. MATERIAL Y MÉTODOS	10
3.1. Área de estudio	10
3.2. Diseño experimental y muestreo	14
3.3. Tratamiento de los datos para el cálculo de la diversidad	17
3.4. Análisis estadístico	19
4. RESULTADOS	21
4.1. Efecto de <i>Cytisus scoparius</i> sobre la composición florística	21
4.1.1. Análisis de ordenación DCA	21
4.1.2. Respuesta individual de las especies con la distancia (HOF)	22
4.2. Efecto de <i>Cytisus scoparius</i> sobre la diversidad y sus componentes	24
4.2.1. A nivel de inventario (diversidad alfa; H'_{α})	24
4.2.2. Diversidad acumulada a lo largo del gradiente de distancia	26
4.2.3. Diversidades beta (H'_{β}) y gamma (H'_{γ})	29
4.2.3.1. Agrupación de los inventarios de distancia para cada orientación	29
4.2.3.2. Agrupación de los inventarios de las orientaciones para cada distancia	30
5. DISCUSIÓN	32
5.1. Cambios en la composición florística	32
5.2. Efecto sobre la diversidad y sus componentes	39
6. CONCLUSIONES	44
Financiación	46
Referencias bibliográficas	46
ANEXO A: Clasificaciones e índices climáticos	54
ANEXO B: Catálogo de especies y atributos	56

Resumen

La minería de carbón a cielo abierto ha generado importantes impactos en la montaña palentina; sin embargo, con el abandono de esta actividad, se han llevado a cabo trabajos de restauración tratando de alcanzar una revegetación rápida y, con ello, disminuir el riesgo de erosión e incrementar el valor ecológico y estético. Este es el caso de la zona de estudio, en Guardo, una mina rehabilitada a pastizal, donde *Cytisus scoparius* (L.) Link ha colonizado activamente y de manera natural el espacio. Es conocido el papel de algunos arbustos en la modificación del microambiente y la generación de nichos ecológicos que ayuden a otras especies a establecerse (efecto nodriza). Este mecanismo se conoce como facilitación y es más acusado en ambientes de elevado estrés abiótico, como una mina rehabilitada con sequía estival, suelos sin estructura, con escasos nutrientes y baja capacidad de retención de humedad; especialmente, si las anteriores condiciones coinciden con una alta presión de herbívoros. Por ello, se plantea, como objetivo de este trabajo, conocer el efecto que plantas aisladas de *C. scoparius* ejercen sobre la composición y diversidad de la comunidad herbácea. Para conseguirlo, se ha llevado a cabo un diseño experimental en el que se seleccionaron cinco plantas aisladas de *C. scoparius* de dimensiones similares y con suficiente distancia entre ellas para garantizar la independencia de las observaciones. Para cada planta, siguiendo las cuatro orientaciones principales (norte, sur, este y oeste), se anotó la composición de especies y su abundancia (porcentaje de cobertura) en siete cuadrados consecutivos de 20 x 20 cm a lo largo de un gradiente de distancia desde el centro del arbusto hacia las zonas abiertas: tres cuadrados bajo la cubierta del arbusto, uno en el borde y tres fuera. Para cada uno de los inventarios se calculó la diversidad, utilizando el Índice de Diversidad de Shannon, y sus dos componentes, la riqueza como el número total de especies que aparecen en el inventario y la equitatividad utilizando la fórmula de Pielou; también se analizó la diversidad beta y gamma, y la diversidad acumulada agrupando secuencialmente los inventarios. El análisis de correspondencias dirigido (DCA) realizado con los datos de abundancia identificó el efecto individual de la planta como factor principal, muy significativo, responsable de las diferencias en la composición florística entre los inventarios, seguido de la distancia al centro del arbusto. Sin embargo, la orientación no tuvo un efecto significativo sobre la composición florística de herbáceas. La respuesta individual de cada especie de planta a lo largo del gradiente de distancia se evaluó mediante los modelos de HOF y se obtuvo que, de las 37 especies modelizadas, el 39% seguía un modelo IV (curva simétrica unimodal), el 8% un modelo I (sin tendencia), el 22% modelo V (curva unimodal asimétrica) y el resto modelos II o III con tendencias ascendentes o descendentes. La diversidad de Shannon a nivel de inventario no mostró diferencias significativas con la distancia ni la orientación, mientras que sus componentes, riqueza y equitatividad, sí fueron significativamente diferentes a lo largo del gradiente de distancia. La riqueza por inventario aumentó ligeramente con la distancia mientras que en la equitatividad mostró la tendencia contraria. La diversidad de Shannon acumulada a lo largo del gradiente de distancia incrementó significativamente, independientemente de la orientación, a pesar de ser más marcado el aumento entre los inventarios bajo la leñosa en la orientación sur, como evidenciaron los modelos mixtos cuadráticos ajustados. La riqueza acumulada siguió la misma tendencia que la diversidad de Shannon, con pequeñas diferencias entre orientaciones en los valores encontrados, mientras que la equitatividad permaneció constante. Agrupando los inventarios de las siete distancias para cada orientación, la β -diversidad no difirió significativamente entre orientaciones, sugiriendo que la heterogeneidad espacial generada por los arbustos aislados, desde el dosel hacia las áreas abiertas en estos pastizales, no está determinada por la orientación. Sin embargo, agrupando los inventarios de las cuatro orientaciones para cada distancia, la β -diversidad disminuyó desde el centro del arbusto hacia las zonas abiertas, ajustándose a un Modelo Lineal Mixto cuadrático, lo que indica que los arbustos tienen efectos diferentes en las cuatro orientaciones principales bajo su cubierta y, por tanto, contribuyen a la heterogeneidad espacial en los pastizales en minas de carbón rehabilitadas. Se concluye que plantas aisladas de *Cytisus scoparius* ejercen un papel clave en la conservación de la biodiversidad de los pastizales posminería en la Montaña Palentina, al generar diferencias en la composición florística entre individuos y mayor diversidad beta bajo su cubierta, sin embargo, no se ha podido demostrar una influencia clara de la orientación.

Palabras claves: Facilitación, arbusto nodriza, interacción planta-planta, rehabilitación de minas a pastos, diversidad de herbáceas.

Abstract

Open-pit coal mining has generated significant impacts in “La Montaña Palentina”, however with the abandonment of this activity restoration works have been carried out to achieve rapid revegetation and, in this way, reduce the risk of erosion and increase the ecological and aesthetic value. This is the case of the area where this study is being carried out, in Guardo, this mine was restored to grassland and where *Cytisus scoparius* (L.) Link has actively and naturally colonized. The role of some shrubs in modifying the microenvironment and generating ecological niches that help other species to establish themselves (nurse effect) is well known, this mechanism is known as facilitation and is more pronounced in high-stress abiotic environments as a rehabilitated coal mine, with summer-dry, unstructured, nutrient-poor soils, a low water retention capacity; particularly when the former conditions occur simultaneously with high herbivore pressure. For this reason, this study aims to determine the effect that isolated plants of *C. scoparius* have on the composition and diversity of the herbaceous community. To achieve this objective an experimental design was carried out in which five *C. scoparius* isolates of similar size and with a sufficient distance between them were selected ensuring independence among observations. For each plant, following the main four orientations (north, south, east, and west), the species composition and its abundance (cover percentage) were taken in seven consecutive 20 x 20 cm quadrats over the distance gradient from the centre of the shrub canopy towards the open areas: three quadrats under the shrub canopy, one in the edge of the canopy projection and three outside the shrub canopy. Afterwards, the diversity was calculated for each quadrat, as a Shannon Diversity Index, along with the two components of diversity, richness as the total number of species in the inventory and evenness using Pielou's formula. In addition, the quadrats were grouped for further calculating and analyzing gamma and beta diversity, and new, diversities sequentially aggregating quadrats. The Detrended Correspondence Analysis (DCA) applied to the abundance data of species identified the individual plant effect as the main factor, highly significant, responsible for the differences in the floristic composition between sampling quadrats, followed by distance to the shrub canopy centre. However, the orientation had no significant effect on the herbaceous floristic composition. The individual effect of each species along the distance gradient was evaluated through HOF models and the result was a total of 37 species modelled of which 39% of the species follows an IV Model (unimodal symmetric curve), 8% I Model (no trend), 22% show V Model (unimodal asymmetric curve) and the rest of the species show II and III model with upward or downward trends. Shannon's diversity at the inventory level did not show significant differences in terms of distance and orientation. However, the two components of diversity, richness, and evenness, do show significant differences as a function of the position in the distance gradient. In terms of richness per inventory, there is a slight increase with distance while the opposite trend is observed for evenness. The Shannon diversity accumulated along the gradient of distance from the shrub increased significantly regardless of orientation, although more markedly between the first inventory toward the south, as evidenced by the quadratic Linear Mixed Model fitted. The accumulated richness followed the same trend as Shannon diversity, with small differences between orientations in the values achieved, whereas evenness remained constant. Grouping the inventories of the seven distances in each orientation, β -diversity did not differ significant between orientations, suggesting the quantity of spatial heterogeneity generated by isolated shrubs, from canopy to open areas in these grasslands, is not determined by orientations. However, grouping the inventories of the main orientations for each distance, β -diversity decreased from the center of the shrub to open areas, fitting to a quadratic linear mixed model, which suggests the shrub has got different effects in the four main orientations as it approaches shrub, and, thus, it contributes to spatial heterogeneity in restored coal mine grassland. According to these results, is possible to affirm that individual plants of *Cytisus scoparius* have a key role in the biodiversity conservation of grassland in mining areas of “La Montaña Palentina”, as revealed by its variation in floristic composition between different plants and the higher beta diversity under the canopy, however, no clear influence could be demonstrated due to the orientation.

Keywords: Facilitation, nurse shrub, plant-to-plant interactions, mine reclamation to pasture, grassland diversity

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes

La actividad minera de extracción de carbón ha sido históricamente muy importante en la cornisa cantábrica (IGME, 1975), sobre todo en la provincia de León, siendo la producción de antracita la que se situaba en primer lugar, seguida de la producción de hulla.

Palencia también ha tenido numerosas explotaciones de carbón, aunque más pequeñas que las de la provincia de León, siendo las principales cuencas mineras de Palencia las siguientes:

1. Guardo-Velilla del río Carrión.
2. Santibáñez de la Peña-Castrejón de la Peña.
3. San Salvador de Cantamuda-Redondo.
4. San Cebrián de Mudá.

La ubicación de las cuencas de Palencia se puede ver en la **Figura 1**, junto a las de León. De las cuatro cuencas palentinas, en las tres primeras se extraía antracita y la cuarta (San Cebrián de Muda) explotaba hulla.

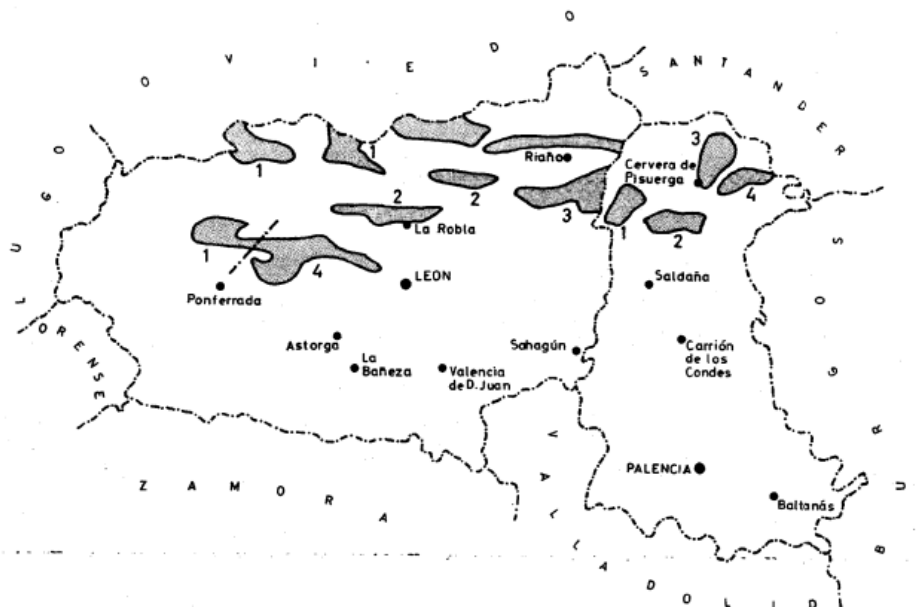


Figura 1. Situación aproximada de las cuencas carboníferas de León y de Palencia. Fuente: Inventario Nacional de balsas y escombreras mineras (León y Palencia). Ministerio de Industrias- Dirección general de industrias de la construcción (IGME, 1975).

En las últimas décadas, la extracción de carbón en Palencia ha sido realizada mayoritariamente por minería a cielo abierto (el 89,21% del carbón extraído en 2014; MINETUR, s.f.) mediante el método minería de contorno (Zaldívar, 2015), al encontrarse las capas de carbón tumbadas, y ser de reducida potencia y topografía generalmente desfavorables (Herrera Herbert y Pla Ortiz de Urbina, 2006) en zonas de montaña. La minería de contorno consiste en la excavación del estéril y del mineral en sentido transversal al afloramiento, hasta alcanzar el límite económico, dejando un talud de banco único y progresión longitudinal siguiendo el citado afloramiento (Herrera Herbert y Pla Ortiz de Urbina, 2006).

La minería de carbón a cielo abierto ha afectado a más de 5.000 ha en el norte de las provincias de León y Palencia generando impactos localizados pero importantes (Alday *et al.*, 2010). En Palencia, los huecos mineros han afectado negativamente a formaciones boscosas, principalmente a robledales de albar (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) y rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.).

Los trabajos de “restauración” han pretendido favorecer una revegetación rápida y, de esta manera, disminuir el riesgo de erosión e incrementar el valor ecológico y estético. Estos proyectos de restauración normalmente han consistido en el rellenado del hueco de explotación, con estériles de la propia mina o minas cercanas, reconstrucción en lo posible de la topografía original, estabilización de los estériles (**Figura 2**), recubrimiento con suelo, enmienda con abono orgánico y mineral seguido de una hidrosiembra con una mezcla comercial de especies herbáceas de gramíneas y leguminosas (González-Alday *et al.*, 2008).



Figura 2. Hueco minero a cielo abierto mediante minería de contorno en proceso de rellenado con estériles (Guardo, Palencia). Foto: Carolina Martínez Ruiz.

No se han hecho más intervenciones posteriores y los espacios así rehabilitados a pastizales (Sigcha *et al.*, 2018) han quedado sujetos a procesos naturales de sucesión secundaria (**Figura 3**), favoreciendo un modelo en mosaico en una zona donde la ganadería es una importante fuente de ingresos.



Figura 3. Hueco minero clausurado y rehabilitado a pastizal, colonizado de forma natural por arbustos (Guardo, Palencia). Foto: Carolina Martínez Ruiz.

Los arbustos nativos han ido colonizando estos espacios rehabilitados, principalmente *Cytisus scoparius* (L.) Link y *Genista florida* L., con presencia esporádica de ejemplares espinosos de *Rosa canina* L., *Crataegus monogyna* Jacq. y *Rubus ulmifolius* Sprag., especies presentes en el cortejo florístico de los robledales que rodean los huecos mineros (Milder *et al.*, 2013).

1.2. Justificación

Los antecedentes expuestos destacan el impacto de la minería en áreas de elevado valor ecológico de la montaña palentina, y explican cómo estas zonas se han rehabilitado a pastizales y cómo los arbustos (*C. scoparius* y *G. florida*) colonizan de manera natural estas áreas, por lo que es interesante plantearse qué papel juegan estos arbustos colonizadores en la configuración espacial y conservación de la biodiversidad de los pastizales posmineros.

Tradicionalmente, el matorral se ha tratado como un elemento de escaso valor ecológico, de carácter negativo, invasor de terrenos de labor y pastizales, que había que quemar, cortar, arrancar o “mantener a raya” con el manejo del ganado (Fernández-Santos y Martínez-Ruiz, 1999). La mayor preocupación que habitualmente despiertan las formaciones de matorral es su implicación en los incendios, por la gran cantidad de biomasa que acumulan en zonas con larga sequía estival, lo que propicia los incendios naturales y los provocados, intencionados o accidentales (Fernández-Santos y Martínez-Ruiz, 1999). Sin embargo, más recientemente, numerosos estudios han demostrado que algunas especies de arbustos tienen un papel importante en la conservación y recuperación ecológica de las comunidades de plantas, porque mejoran directamente las condiciones microclimáticas (cantidad de luz, temperatura y humedad del aire; Moro *et al.*, 1997; Prieto *et al.*, 2011) y/o edáficas (nutrientes, oxigenación, humedad del suelo y textura; García Moya y McKell, 1970; Pugnaire *et al.*, 1996; Prieto *et al.*, 2011; Muñoz-Cerro *et al.*, 2023), e indirectamente pueden proporcionar protección frente a herbívoros (Pugnaire, 2001; Gómez-Aparicio *et al.*, 2008), atraer polinizadores y modificar la fauna edáfica (Callaway y Walker, 1997).

Los efectos positivos de los arbustos, al actuar como islas microclimáticas y de fertilidad, pueden contribuir al establecimiento y crecimiento de otras especies de plantas (Aguar y Sala, 1999; Mihoč *et al.*, 2016; Navarro-Cano *et al.*, 2018) y, con ello, a configurar la estructura de las comunidades vegetales (Badano y Cavieres, 2006; Michalet *et al.*, 2011; Cavieres *et al.*, 2014). Estos efectos del matorral sobre la comunidad herbácea pueden evidenciarse por el contraste que existe entre los ambientes bajo y fuera de la cubierta del arbusto (González-Bernáldez *et al.*, 1969; Alonso *et al.*, 1981; Rico y Puerto, 1988-89); Marañón y Bartolomé, 1993; López-Pintor *et al.*, 2003), pero también la comunidad herbácea puede variar con la orientación (el lado sur bajo el arbusto sería similar en composición de especies a los espacios abiertos, pero diferente del lado norte; Rico y Puerto, 1988-89; López-Pintor *et al.*, 2003). Además, los herbívoros pueden contribuir a generar más heterogeneidad espacial en estos sistemas a través de la selección del hábitat y la segregación espacial de sus actividades (López-Pintor *et al.*, 2003).

Las interacciones positivas no tróficas entre organismos en las que uno de ellos se beneficia, pero ninguno resulta perjudicado se conocen como facilitación (Callaway, 1997; Brooker *et al.*, 2008). No obstante, las interacciones positivas actúan a la vez que las negativas, como la competencia (Aguar *et al.*, 1994; Callaway *et al.*, 1991; Callaway, 1994, 1995; Pugnaire *et al.*, 1996a; Callaway y Walter, 1997; Brooker y

Callaghan, 1998; Holzapfel y Mahall, 1999; Maestre *et al.*, 2003), y el resultado final dependerá, por tanto, de qué mecanismos sean más importantes en un determinado ambiente, derivando hacia un balance positivo, negativo o neutro (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Brooker y Callaghan, 1998; Pugnaire, 2001) de mayor o menor intensidad.

Normalmente, las interacciones de facilitación son más frecuentes en ambientes estresantes, como zonas árticas, de alta montaña, desiertos y humedales salinos (Bertness y Callaway, 1994; Callaway, 1995; Bruno *et al.*, 2003). Los espacios mineros del carbón del norte de Palencia se pueden considerar también ambientes difíciles, porque los sustratos mineros carecen de estructura edáfica, son pobres en nutrientes y tienen baja capacidad de retención de humedad, lo que contribuye a acentuar los efectos negativos de la sequía estival, a lo que hay que añadir la alta presión de ungulados silvestres y domésticos que soporta la zona (Martínez-Ruiz *et al.*, 2021a). Bajo estas circunstancias, cabría esperar un balance positivo de las interacciones entre plantas hacia la facilitación, como ya se ha demostrado en el establecimiento de plantas de roble bajo la cubierta de arbustos nodriza, tanto en la zona de estudio (Torroba-Balmori *et al.*, 2015; Alday *et al.*, 2016) como en sistemas de dehesa de la provincia de Salamanca (Costa *et al.*, 2017; Díaz-Hernández *et al.*, 2021). Los resultados de estos estudios apoyan la hipótesis del gradiente de estrés (*stress-gradient hypothesis*, *SGH*) de Bertness y Callaway (1994), que dice que las interacciones positivas (facilitación) tienden a ser más importantes que las negativas (competencia) en comunidades vegetales sujetas a un elevado estrés hídrico o a una alta presión de herbívoros; mientras que la competencia aumenta hacia la parte más productiva del gradiente ambiental.

Numerosos estudios han puesto de manifiesto que el balance positivo de las interacciones, facilitación, se da cuando una especie mejora las condiciones para otra (Greenlee y Callaway, 1996), puesto que en situaciones de elevado estrés el establecimiento de nuevas plantas está generalmente restringido a sitios sombreados, bajo la copa de otras plantas denominadas “nodriza” (Holmgren *et al.*, 1997). La competencia, que se define como una interacción negativa recíproca entre dos organismos (Grace y Tilman, 1990), se presenta cuando hay una mayor cantidad de recursos y unas condiciones ambientales menos difíciles (Brooker y Callaghan, 1998). Bajo condiciones abióticas benignas que permiten una adquisición rápida del recurso, el papel de la competencia como elemento modelador de las comunidades es, por lo

general, más importante que en condiciones de intenso estrés abiótico (Bertness y Yeh, 1994; Brooker y Callaghan, 1998; Choler *et al.*, 2001).

Sin embargo, pese a la gran aceptación de la hipótesis del gradiente de estrés, de Bertness y Callaway (1994), hay estudios que no han encontrado prevalencia de la facilitación bajo condiciones de elevado estrés abiótico, de modo que, cuando las condiciones ambientales se vuelven extremadamente severas, el balance deja de ser positivo, y puede reducirse la diversidad (Bruno *et al.*, 2003). Así, Casper (1996) demostró que el efecto producido por arbustos del desierto sobre especies anuales cambiaba de negativo a neutro o de neutro a positivo (dependiendo de la especie) con el incremento de la precipitación anual. También los arbustos de *Heteromeles arbustifolia* constituyen un ambiente más estresante a nivel hídrico bajo su cubierta que fuera de ella (Fernández *et al.*, 2007), cuando la precipitación es escasa y es interceptada por el arbusto, no favoreciendo el establecimiento de otras especies bajo su cubierta. Por su parte, Maestre y Cortina (2004) encontraron que las interacciones competitivas dominaban en ambos extremos del gradiente de estrés, y que el cambio de facilitación a competencia bajo fuertes condiciones de estrés es probable que ocurra cuando los niveles del recurso limitante son tan bajos que el beneficio suministrado por el facilitador no puede sobrepasar su propio abastecimiento.

Varios estudios han ido demostrando la influencia de árboles sobre la comunidad herbácea subyacente, principalmente en formaciones de “Dehesa” de la península ibérica, donde se han identificado gradientes de segregación de especies de plantas determinados por la distancia al árbol (González-Bernáldez *et al.*, 1969; Alonso *et al.*, 1979; Puerto *et al.*, 1980; Rico y Puerto, 1988-89, 1990; Díez *et al.*, 1989; Tárrega y Luis-Calabuig, 1988-89; Joffre, 1990). Sin embargo, se ha estudiado menos, aunque está recibiendo mayor atención últimamente, el efecto de los arbustos sobre las herbáceas. Varios estudios han revelado que especies leñosas subarbóreas (arbustos) favorecen a la comunidad de herbáceas a través del incremento de su producción y cobertura (Pugnaire *et al.*, 1996b; Moro *et al.*, 1997a; Choler *et al.*, 2001).

En la península ibérica, el efecto facilitador de los arbustos se ha estudiado mayoritariamente bajo la cubierta de *Retama sphaerocarpa* en ambientes áridos y semiáridos (Moro *et al.*, 1997a, 1997b; Pugnaire *et al.*, 1996a, 1996b; López-Pintor *et al.*, 2006). Pero, hay otros estudios que analizan el efecto de *Cytisus multiflorus* (endemismo del noroeste peninsular) en las comunidades herbáceas de la comarca de Sanabria (Zamora), donde se ha detectado una clara influencia del arbusto sobre las herbáceas (Fernández-Santos *et al.*, 1996).

Sin embargo, a pesar de que cada vez son más los estudios que destacan el papel facilitador de los arbustos nodriza, pocos se han centrado en *Cytisus scoparius*, son escasos los que analizan el balance de las interacciones a nivel comunidad y menos en ambientes altamente perturbados como los que encontramos en el área de estudio (espacios mineros rehabilitados a pastos, con sequía estival, suelos sin estructura, con escasos nutrientes y baja capacidad de retención de humedad, y alta presión de herbívoros). Por tanto, es necesario profundizar en el papel de los arbustos nodriza (*C. scoparius*) en la conservación de pastos de calidad para uso ganadero.

La constatación de que los arbustos pudieran tener un efecto positivo en la conservación de pastizales de calidad abre grandes expectativas para desarrollar y optimizar herramientas de restauración de ecosistemas, basadas en las interacciones positivas planta-planta, y el manejo sostenible de los sistemas posminería.

2. OBJETIVOS

La hipótesis de partida de este estudio es que plantas de arbustos dispersas en una matriz de pasto generan una heterogeneidad microambiental que proporciona una gran variedad de nichos donde pueden establecerse numerosas especies de herbáceas. Estos mecanismos de facilitación pueden jugar un papel clave en la configuración espacial de estas comunidades pascícolas posminería, donde los arbustos nativos colonizan suelos estériles y perturbados, determinando la segregación espacial de las especies de plantas y contribuyendo a incrementar la diversidad de especies y, en definitiva, promoviendo la conservación de la biodiversidad en estos sistemas tan perturbados.

Por ello, el principal objetivo de este trabajo es valorar el efecto que plantas aisladas de la especie arbustiva *Cytisus scoparius* ejercen sobre la composición y diversidad de la comunidad herbácea que ocupa una antigua mina de carbón rehabilitada a pastizal en el noroeste de la provincia de Palencia, cerca del municipio de Guardo.

Para la consecución de este objetivo principal, se plantean los siguientes objetivos específicos:

- 1.- Analizar y describir los cambios en la composición florística inducidos por plantas aisladas de *Cytisus scoparius* en el pastizal posminero.
- 2.- Identificar, de entre los factores de variación considerados en el estudio (cada

planta individual, la orientación o la distancia al arbusto), cuáles son los que determinan esa segregación espacial.

- 3.- Describir la respuesta individual de las principales especies de plantas del pasto a lo largo de los gradientes de segregación espacial determinados por los arbustos.
- 4.- Determinar si existe un efecto positivo significativo del matorral sobre la diversidad de la comunidad herbácea, mediante el cálculo de la diversidad de Shannon a diferentes escalas espaciales (diversidad alfa, beta y gamma).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El dispositivo experimental se estableció en un hueco minero de carbón a cielo abierto restaurado en 1990, conocido con nombre de “El Sestil”. Este paraje, que fue explotado por la empresa Sociedad Minera “San Luis” (Narganes Quijano, 2010), se ubica en la comarca conocida como “Montaña Palentina”, al noroeste de la provincia de Palencia, en el término municipal de Guardo, muy próximo al núcleo urbano (**Figura 4**).

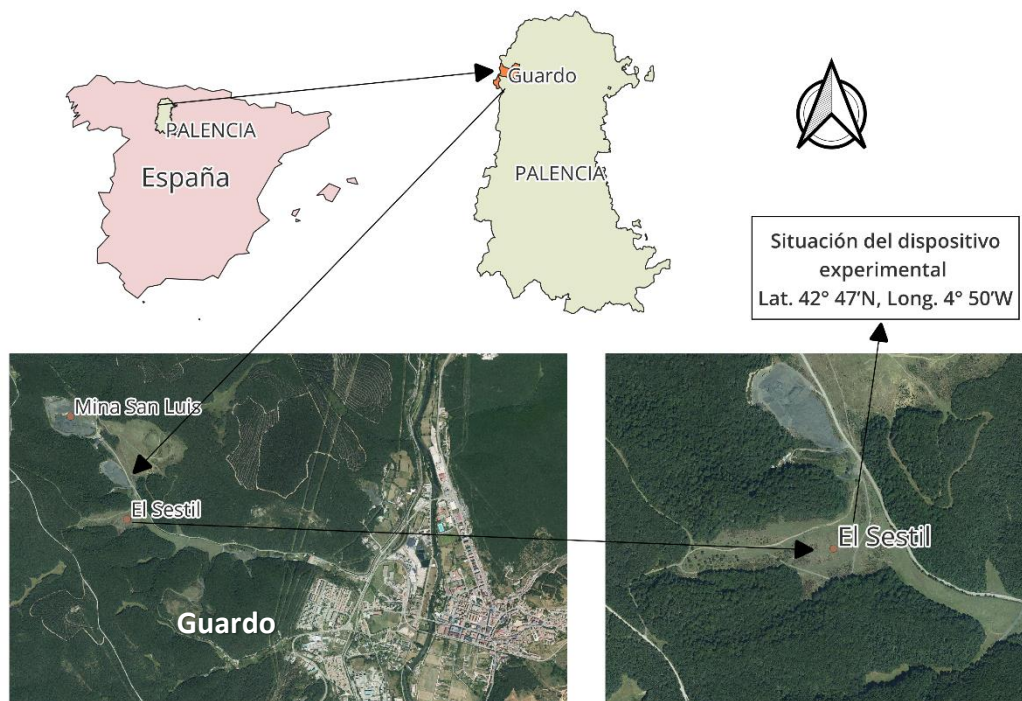


Figura 4. Situación del dispositivo experimental en El Sestil, antigua Mina San Luis, cerca del municipio de Guardo. Fuente: Elaboración propia y Ortoimágenes de España (satélite Sentinel2 y ortofotos del PNOA máxima actualidad).

La geología de la zona en la que se encuentra el área de estudio, al igual que en toda la Montaña Palentina, es muy compleja. Los terrenos concretos del área de estudio pertenecen al Carbonífero superior, con sustratos compuestos de conglomerados polimícticos y silíceos, areniscas, lutitas y carbón (García Ramos *et al.*, 1978). El relieve es montañoso, de lomas suaves, con cotas que van desde los 1 120 m hasta 1 543 m en la cumbre más cercana, alto del Sestil de Torales.

El clima de la zona es Mediterráneo subhúmedo (MAPA, 1991; Milder *et al.*, 2013). De acuerdo con los datos de la estación meteorológica de Guardo, proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) para el periodo comprendido entre los años 1973 y 2007 (ambos incluidos), la temperatura media anual fue de 9,3 °C, la media mensual de temperaturas mínimas diarias fue de -2,7 °C en el mes de enero y la media mensual de temperaturas máximas diarias fue de 25,6°C en el mes de julio. Existe riesgo de heladas seguras desde diciembre hasta marzo, y el periodo de heladas probables se extiende de abril a junio y de septiembre a noviembre (Figura 5). La precipitación media anual, para ese mismo periodo temporal, fue de 977,2 mm; se concentra en primavera y otoño y existe una marcada sequía estival en los meses de julio y agosto, durante los que se registra tan solo un 8% de la precipitación anual (Milder *et al.*, 2013).

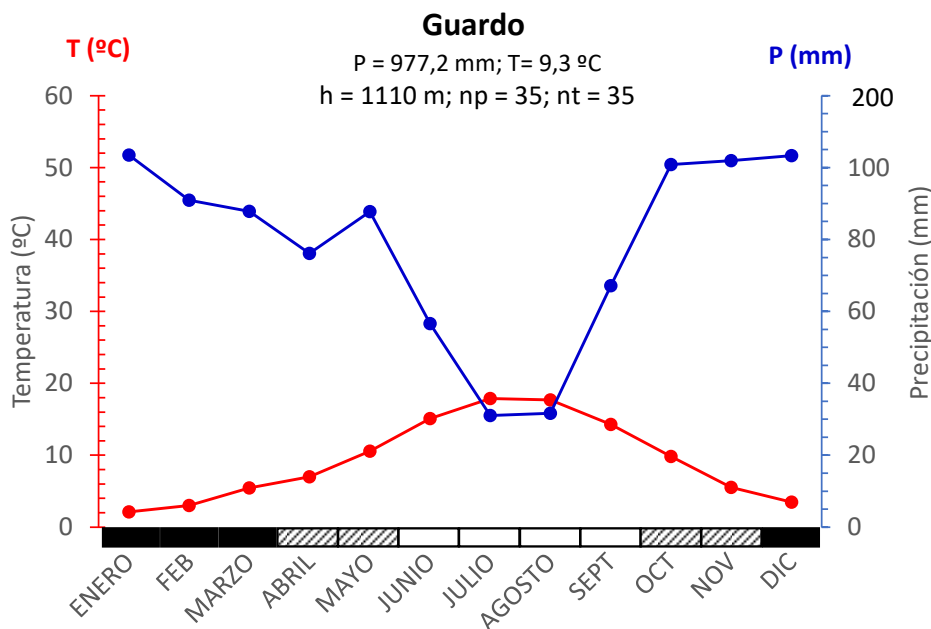


Figura 5. Diagrama ombrotérmico con los datos mensuales de temperatura (°C) y precipitación (mm) obtenidos en la estación meteorológica de Guardo —●— Temperatura media mensual (°C), —●— Precipitación media mensual (mm) y banda de heladas según los criterios de Emberger (**Anexo A**) (■ Helada segura, ▨ Helada probable, □ Ausencia de helada). Fuente: Elaboración propia con datos proporcionados por AEMET (periodo 1973-2007).

Para ese mismo periodo (1973-2007), el índice de aridez de Martone (1927) supera el valor de 40 (IAM= 51), por lo que la zona donde se encuentra el área de estudio es climáticamente óptima para vegetación arbórea (ver fórmulas y clasificaciones en **Anexo A**). Según el índice de Termicidad para la región Mediterránea (It =134; Fernández García, 1995), la zona se localiza en el piso Supramediterráneo Medio (It: 111-160) y unidad ombroclimática Subhúmeda (Precipitación: 600-1000 mm). El cociente pluviométrico de Emberger (1971) toma un valor de $Q_2=121$ que, junto con la temperatura media mensual del mes más frío ($\overline{tmf} = -2,8$ °C en enero), permiten determinar que se trata de un clima Mediterráneo con una etapa húmeda y variante fría (Emberger, 1955).

Los suelos forestales predominantes en la zona son del orden Inceptisoles, suborden Haplumbrept (Junta de Castilla y León, 1988). Presentan un régimen de humedad údico y de temperatura méxico (López-Marcos *et al.*, 2020), y se clasifican como Typic Dystroudept (Soil Survey Staff, 2014) con textura fina (franco-arcillo-limosa), pH fuertemente ácido (4,8-4,3), conductividad eléctrica de $0,0082$ S m^{-1} , sin presencia de carbonatos, con alto contenido en materia orgánica y muy bajo contenido en fósforo (López-Marcos *et al.*, 2020).

El monte de Utilidad Pública (UP) Corcos y Agregados en el que se encuadra el área de estudio, el paraje de “El Sestil”, es un monte muy conocido y emblemático en la comarca por su proximidad a Guardo, con una ordenación muy antigua que se remonta a 1903, y que mantiene robledales de gran calidad a pesar de los impactos notorios de la minería del carbón (Gámez Montes, 2007).

El paraje “El Sestil” (**Figura 6**) está inmerso en un bosque de roble albar (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) con vegetación leñosa relativamente diversa asociada. Entre los árboles destacan *Prunus avium* L., *Ilex aquifolium* L., *Malus sylvestris* Mill. y *Corylus avellana* L. También cuenta con un sotobosque formado por especies como *Cornus sanguinea* L., *Lonicera xylosteum* L., *Lonicera periclymenum* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Genista florida* L. o la especie clave de este estudio, *Cytisus scoparius* (L.) Link (Milder *et al.*, 2013; Martínez-Ruiz *et al.*, 2021b). Está situado a 1180 m de altitud (Lat. 42° 47'N, Long. 4° 50'W; **Figura 4**) y tiene una superficie de 6 ha aproximadamente, con pendientes que varían desde los 18° a los 30° en las zonas límite con el bosque.

La restauración de este hueco minero fue realizada por la empresa UMINSA en 1990, una vez que se extrajeron las reservas de carbón disponibles. El hueco se

rellenó con estériles de zonas próximas y restos de lavaderos de carbón, hasta alcanzar el mismo nivel del contorno original. Después, se cubrió con 30 cm de suelo, enmendado con estiércol de vacuno (30 t/ha) y fertilizante (8N:15P:15K; 150 kg/ha), y se revegetó en otoño (Milder *et al.*, 2013; Martínez-Ruiz *et al.*, 2021b).

El suelo utilizado por UMINSA para recubrir el hueco era una mezcla de suelo superficial y sedimentos del subsuelo intercalados entre las capas de carbón que fueron extraídos durante la explotación. Este material, de textura franco-arcillosa, tenía un pH en torno a 6,5, conductividad eléctrica de 0,01143 S/cm, contenido en carbón fácilmente oxidable del 1,98% y de fósforo disponible de 9,7 mg/kg (López-Marcos *et al.*, 2020). Estos suelos mineros se clasifican como Lithic Udorthents (*sensu* Soil Survey Staff, 2014) y tienen muy baja capacidad de retención de humedad en comparación con los suelos forestales naturales ($2,27 \pm 0,36$ vs. $19,87 \pm 1,52$ g/cm²) y su profundidad efectiva en el momento del muestreo era de tan solo 10–15 cm (López-Marcos *et al.*, 2020).



Figura 6. Localización del hueco minero “El Sestil” dentro de la Mina San Luis, en el seno de un bosque de *Quercus petraea* (roble albar).

La mezcla de semillas de la hidrosiembra, aplicada en octubre de 1990 durante la restauración (210 kg/ha), contenía herbáceas, en su mayoría perennes (80% en peso de gramíneas y 20% en peso de leguminosas; Milder *et al.*, 2013), y su composición fue similar a la utilizada para restaurar otras zonas próximas, como en

Monte Corcos (López-Marcos *et al.*, 2020): *Festuca rubra* (20%), *Phleum pratense* (20%), *Lotus corniculatus* (18%), *Bromus sterilis* (10%), *Poa trivialis* (10%), *Trifolium repens* (8%), *Avena sativa* (7%), y *Secale cereale* (7%).

En la actualidad el hueco ha sido colonizado por un tapiz herbáceo prácticamente continuo y por arbustos dispersos de *Cytisus scoparius*, *Genista florida* y, puntualmente, *Rosa canina*, *Rubus ulmifolius* y *Crataegus monogyna* (Milder *et al.*, 2013).

El aprovechamiento de los pastos sobrantes en el monte UP Corcos y Agregados, entre los que se encuentran los de “El Sestil”, es equivalente a 30 U.G.M. (unidad ganadera mayor) durante 9 meses al año, adjudicados por el Ayuntamiento de Guardo en subasta pública. El ganado pastante es bovino y equino, al que se le proporcionan suplementos de forraje en la época estival y, también, en invierno cuando es necesario. No hay constancia de la presencia de ganado ovino. Los pastos también son aprovechados por herbívoros salvajes: ciervo, corzo y jabalí (Zaldívar, 2015), de los que hay rastros abundantes.

3.2. Diseño experimental y muestreo

El muestreo se llevó a cabo en la primavera del año 2005, en la zona llana del hueco minero restaurado “El Sestil” (**Figura 7**), previamente descrito.



Figura 7. Zona llana del paraje “El Sestil” en primavera de 2005, con el ganado vacuno habitual pastando justo antes de iniciar el muestreo de vegetación. Fuente: Carolina Martínez Ruiz.

La elección de la zona llana del El Sestil responde a la necesidad de aislar los efectos asociados al factor de variación que pretendíamos estudiar, el efecto de los individuos de *C. scoparius* sobre la biodiversidad de los pastizales posminería, de otras variables que también inducen cambios en la composición florística, como la pendiente (López-Marcos *et al.*, 2020).

En cuanto a la época de muestreo, el trabajo de campo se realizó en primavera porque es la más adecuada para poder identificar correctamente las especies herbáceas presentes que, en su mayoría, alcanzan la madurez en esa época del año (Sigcha *et al.*, 2018).

El año en el que se realizó el muestreo, el 2005, fue un año más seco de lo habitual (**Figura 8.B**): llovió un total de 646,2 mm, 331 mm menos que la media para la zona en el periodo 1973-2007 (977,2 mm). En los meses de abril a junio la precipitación acumulada fue de 164,4 mm y en los meses de julio a agosto la precipitación acumulada fue tan solo de 33,4 mm. La precipitación total de 2004 fue ligeramente mayor a la de 2005 (698,6 vs. 646,2 mm) pero también inferior a la media para la zona en el periodo 1973-2007 (**Figura 8.A**), pero en primavera llovió menos que en 2005 (95,3 mm entre abril y junio) y en verano algo más (91,5 mm entre julio y agosto).

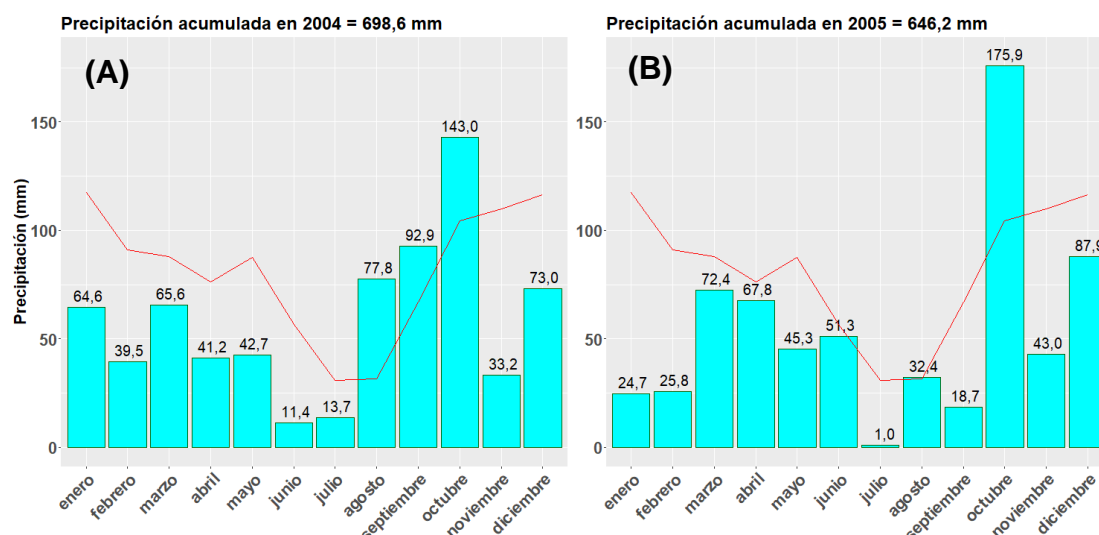


Figura 8. Relación de la precipitación mensual en los años 2004 (A) y 2005 (B) respecto a la precipitación media mensual el periodo 1973-2007. Fuente: Elaboración propia a partir de los datos de AEMET.

Bajo estas condiciones, se seleccionaron cinco plantas aisladas de *Cytisus scoparius* con dimensiones similares (altura, grosor del tronco y perímetro; ver **Tabla 1**), suficientemente alejadas unas de otras como para que no haya dependencia entre

ellas, y poder testar su efecto individual sobre la comunidad subyacente (Tárrega y Luis 1988-89); en este caso, la comunidad herbácea del pastizal.

Tabla 1. Dimensiones de las cinco plantas de *Cytisus scoparius* seleccionadas para el estudio, media y error estándar.

Planta	D (cm)	d (cm)	P (cm)	h (cm)	G (cm)
Planta 1	200	180	500	130	2,48
Planta 2	220	200	540	150	2,56
Planta 3	220	180	540	120	2,53
Planta 4	250	250	650	140	2,43
Planta 5	250	200	600	130	2,01
Media	228	202	566	134	2,40
Error estándar	9,70	12,81	26,38	5,10	0,10

D = diámetro mayor, d = diámetro menor, P = perímetro, h = altura, G = grosor del tronco.

Para cada planta aislada de *C. scoparius* se realizó un inventario de vegetación en siete unidades cuadradas de 20 cm de lado, situadas de forma contigua y enumeradas comenzando por la más próxima al tronco del arbusto y hasta una distancia de 1,4 m, en las cuatro orientaciones principales (N = norte, S = sur, E = este y W = Oeste), como se ilustra en la **Figura 9**. En total se recogió información de 140 inventarios (7 distancias x 4 orientaciones x 5 plantas). Las tres primeras posiciones (1-3) se localizan claramente bajo la cubierta del arbusto, la posición 4 está en la zona de borde, mitad bajo y mitad fuera del arbusto, y las posiciones 5-7 se localizan fuera de la cubierta del arbusto.

El tamaño de la unidad de muestreo, de 20 x 20 cm (0,04 m²), fue similar al empleado en otros estudios con objetivos similares (p.ej., Fernández-Santos *et al.*, 1996; Osem *et al.*, 2007). En cada una de las unidades de muestreo se realizó un inventario de vegetación, tomando nota del porcentaje de cobertura de cada una de las especies de plantas vasculares presentes, estimado visualmente como la proyección vertical de cada especie sobre la unidad de muestreo.

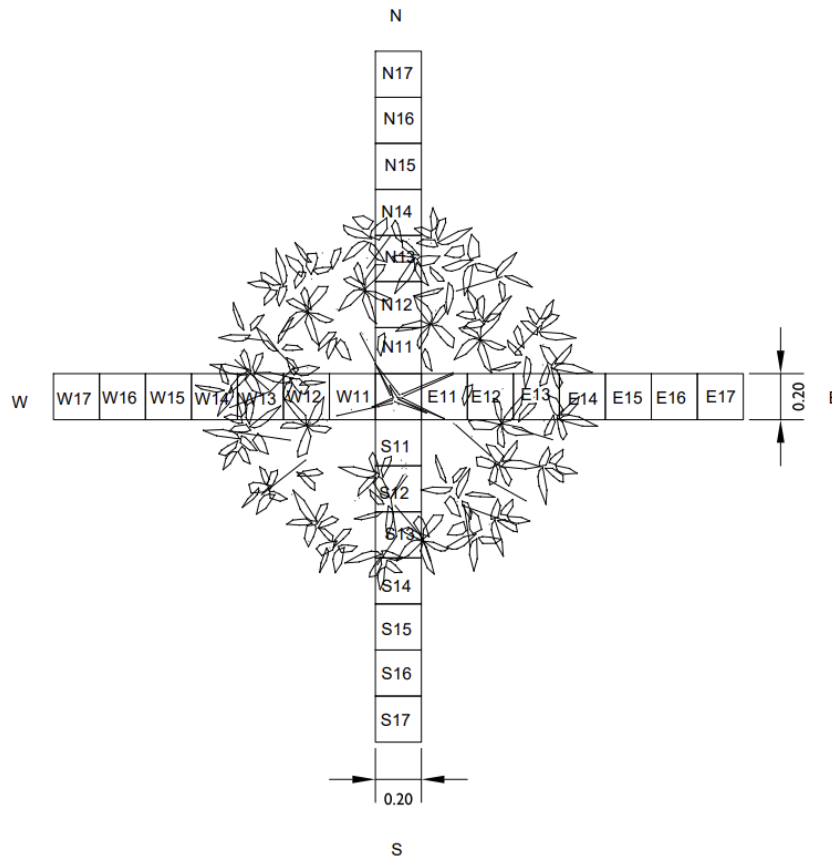


Figura 9. Esquema que ilustra el diseño experimental y la nomenclatura empleada para identificar cada unidad de muestreo, donde la primera letra muestra la orientación (N = norte, S = sur, E = este y W = oeste), el primer número muestra el número de planta (1-5) y el segundo número la posición respecto del tronco del arbusto (1-7). Fuente: Elaboración propia.

3.3. Tratamiento de los datos para los cálculos de diversidad

En un primer lugar se calculó la diversidad de especies de plantas por inventario mediante el índice de Shannon (Shannon y Weaver, 1949; en Magurran, 1989), haciendo uso de logaritmos neperianos: $H' = -\sum_{i=1}^S p_i * \ln(p_i)$

- Donde: S= Número de especies (riqueza).
 p_i = Abundancia relativa de cada especie ($p_i = n_i/N$).
 n_i = Abundancia de cada especie (% cobertura de cada especie).
 N = Abundancia total (% cobertura total, suma de todas las especies).

El índice de diversidad de Shannon es un índice global, basado en la abundancia proporcional de especies (Magurran, 1989), que incluye simultáneamente en una fórmula de cálculo relativamente sencillo las dos componentes de la diversidad: riqueza (S) y equitatividad (E). La componente riqueza se tiene en cuenta en el sumatorio, y la equitatividad en el p_i . No obstante, podemos calcular el valor de ambas

componentes por separado y, con ello, comprobar cuál de ellas contribuye más a la diversidad global.

La riqueza de especies por inventario se calcula como el número total de especies de plantas que se contabiliza por inventario, mientras que la equitatividad se calcula por inventario con el índice de Pielou (1969), mediante la siguiente expresión:
 $E = H' / \ln S$.

Donde: H' = índice global de diversidad de Shannon.
 S = riqueza.

Finalmente, obtenemos $n=140$ datos de H' , S y E por inventario (5 plantas x 4 orientaciones x 7 distancias).

La diversidad calculada a nivel de inventario se considera en este estudio como diversidad alfa (H'_α ; intra-habitat), mientras que la diversidad calculada para un conjunto de inventarios, agrupados de diferentes maneras (como se explica más adelante), se considera diversidad gamma (H'_γ). La diversidad beta (H'_β ; entre-habitats), diversidad diferencial o heterogeneidad espacial, es la que mide la tasa de recambio de las especies entre inventarios a lo largo de un gradiente (Magurran, 1989). Para el cálculo de la diversidad beta se ha utilizado la fórmula de Margalef (1972):

$$H'_\beta = H'_\gamma - \left(\sum_{i=1}^n \frac{H'_{\alpha_i}}{n} \right)$$

Donde: H'_γ = diversidad para un conjunto de inventarios.
 H'_α = diversidad por inventario.
 n = número de inventarios.

Los inventarios se agrupan de dos formas distintas para el cálculo de la diversidad gamma (H'_γ) y sus componentes (S_γ y E_γ). Primero, para cada planta y orientación, se calcula la diversidad de Shannon tras incorporar los inventarios de las 7 distancias (H'_{γ^o} , donde "o" indica la agregación de los cuadrados de distancia para cada orientación). Segundo, para cada planta y distancia se calcula la diversidad de Shannon tras incorporar los inventarios de las 4 orientaciones (H'_{γ^d} , donde "d" indica la agregación de los cuadrados de orientación para cada distancia).

Con las diversidades gamma obtenidas tras realizar las agrupaciones antes mencionadas, es posible calcular la diversidad beta (H'_β) en dos situaciones.

- 1) Tras la primera agrupación, calculamos H'_{β^o} por planta como diferencia entre H'_{γ^o} (calculada para cada orientación con los 7 inventarios de distancia), y la media de las diversidades alfa (H'_α ; por inventario de distancias). De este modo obtenemos $n=20$ datos de H'_{β^o} (5 plantas x 4 orientaciones).

2) Tras la segunda agrupación, calculamos H'_{β^d} por planta como diferencia entre H'_{γ^d} (calculada para cada distancia con los 4 inventarios de orientación) y la media de las diversidades alfa (H'_{α} ; por inventario de orientación). De este modo obtenemos $n=35$ datos de H'_{β^d} (5 plantas x 7 distancias).

Además, para cada planta y orientación, se ha recalculado la diversidad de Shannon a medida que se van incorporando sucesivamente los inventarios de las 7 distancias (1, 1+2, 1+2+3, 1+2+3+4, 1+2+3+4+5, 1+2+3+4+5+6, 1+2+3+4+5+6+7), lo que permite obtener las diversidades acumuladas a lo largo del gradiente de distancia para cada orientación (H'_{acum}).

3.4. Análisis estadístico

Para conocer cuáles son los factores de estudio que más influyen en la composición de especies de plantas vasculares en el área de estudio, se ha llevado a cabo un análisis de ordenación tipo DCA (Detrended Correspondence Analysis) sobre la matriz de datos de cobertura de las especies presentes ($S=47$ en total) en los 140 inventarios realizados. Para ayudar en la interpretación de los ejes de ordenación, se aplica sobre la ordenación la función “envfit” (Oksanen *et al.*, 2020) que permite identificar las variables explicativas significativas ($p < 0,05$). Además, la función “ordiellipse” (Oksanen *et al.*, 2020) se usó para dibujar las elipses de desviación estándar (nivel de confianza del 95%) que agrupan los inventarios con mayor similitud florística en función de las variables de estudio (planta, distancia y orientación).

Para ajustar la respuesta individual de las especies (cobertura) a lo largo del gradiente de distancia respecto al arbusto se emplearon los modelos de Huisman-Olff-Fresco (HOF; Huisman *et al.*, 1993). Se trata de un conjunto de cinco modelos de respuesta clasificados por su complejidad creciente: modelo I, sin tendencia, esto es cobertura contante; modelo II, tendencia creciente o decreciente de la cobertura hasta un máximo que es igual al del límite superior; modelo III, tendencia creciente o decreciente de la cobertura por debajo de un máximo alcanzable, modelo IV, curva de respuesta unimodal simétrica y modelo V, curva de respuesta unimodal asimétrica. Para la selección del modelo más adecuado se aplicó el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973), donde los valores más bajos de AIC indican un mejor ajuste del modelo (Johnson y Omland 2004). En concreto se ha modelizado la respuesta de las 39 especies de plantas más frecuentes y abundantes (el 83% del total de especies identificadas en el estudio), a lo largo del gradiente de distancia.

Para conocer la influencia de las variables de estudio sobre la diversidad y sus componentes se usaron modelos mixtos (LMM; Pinheiro y Bates, 2000). En la parte fija de los modelos mixtos se incluyeron la orientación y la distancia, siendo la orientación un factor con cuatro categorías (norte, sur, este y oeste) y la distancia una variable continua. En la parte aleatoria de los modelos se incluyó el efecto de la planta. Además, en todos los modelos, se controló la posible heterocedasticidad de los residuos. Se analizaron los efectos simples de ambas variables explicativas (orientación y distancia) y su interacción (orientación x distancia). Se seleccionó el mejor modelo, entre el lineal, cuadrático y cúbico, según fuera la relación entre las dos variables y el comportamiento posterior de los residuos, para cada una de las variables respuesta. Se trabajó con LMMs ajustados con el método de máxima verosimilitud (ML; Richards 2005) para la selección del mejor modelo y también se aplicó el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973), eligiendo los modelos con valores más bajos de AIC, ya que indican un mejor ajuste (Johnson y Omland 2004; Pinheiro y Bates, 2000). Posteriormente, el modelo finalmente seleccionado se ajustó con el método de máxima verosimilitud restringida (REML; Richards 2005). La significación de los distintos efectos estudiados se extrajo del análisis de la varianza (ANOVA) de los efectos del modelo seleccionado.

Todos los análisis estadísticos en este trabajo han sido realizados con el programa R version 4.1.2 (2021-11-01; R Core Team, 2021) en el entorno de desarrollo integrado (IDE) RStudio 2021.09.1. Para los análisis de ordenación multivariantes se ha utilizado el paquete *vegan* (versión 2.5–7; Oksanen *et al.*, 2020) con 9999 permutaciones. Para realizar los modelos de HOF se ha empleado el paquete *eHOF* (versión 1.7; Jansen y Oksanen, 2013). Para los modelos mixtos (LMM) se ha usado la librería *nlme* (versión 3.1-162; Pinheiro *et al.*, 2023).

4. RESULTADOS

4.1. Efecto de *Cytisus scoparius* sobre la composición florística.

4.1.1. Análisis de ordenación DCA.

La varianza explicada por los dos primeros ejes del análisis DCA, realizado sobre la matriz de coberturas de las especies de plantas vasculares presentes en los 140 inventarios, es del 49 % y 38%, respectivamente (**Figura 10.A**). El análisis DCA muestra una clara agrupación de los inventarios correspondientes a cada planta aislada de *C. scoparius* a lo largo del primer eje (DCA1). Este resultado sugiere que la planta es el factor más influyente en la ordenación de los inventarios. De hecho, el análisis “envfit” indica una influencia significativa del factor planta en la ordenación ($R^2 = 0,36$; $p = 0,0001$). La agrupación de los inventarios a lo largo del eje 2 (DCA2) se relaciona con la distancia, que aumenta hacia el extremo negativo (**Figura 10.A**). De hecho, el análisis “envfit” indica una influencia significativa del factor distancia en la ordenación ($R^2 = 0,069$; $p = 0,008$). La orientación, sin embargo, no resultó significativa ($R^2 = 0,036$; $p = 0,1318$; **Figura 10.B**).

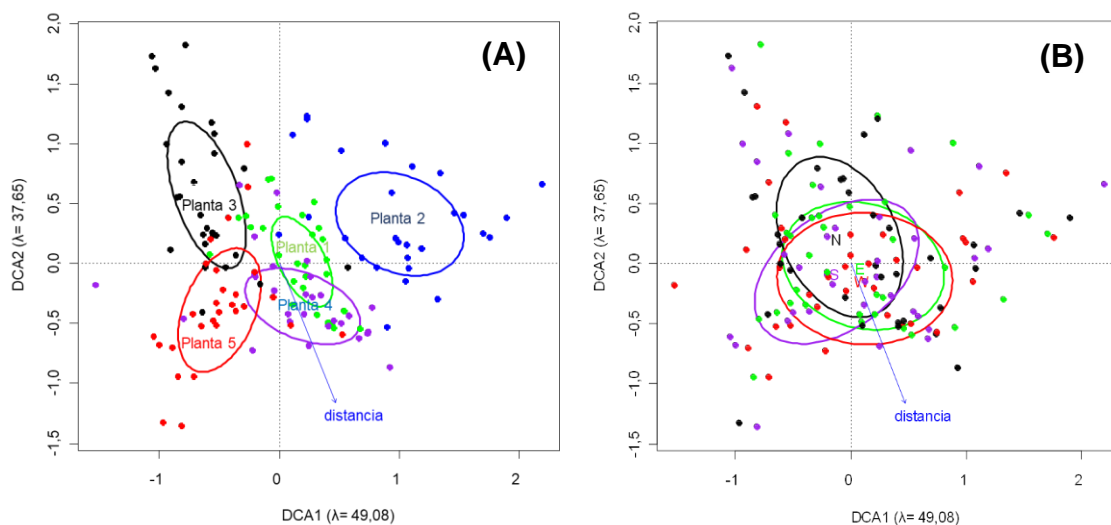


Figura 10. A) Primer plano factorial del DCA que ordena los 140 inventarios y muestra las elipses de desviación estándar (95% de confianza) que indican su ubicación en función de la planta a la que corresponden, así como el efecto de la distancia. **B)** Primer plano factorial del DCA que ordena los 140 inventarios y muestra las elipses de desviación estándar (95% de confianza) que indican su ubicación en función de la orientación.

4.1.2. Respuesta individual de las especies con la distancia (HOF models)

Puesto que, según indica el DCA, la distancia al centro del arbusto es, después de la planta, el factor que más diferencias en composición florística induce, se ha modelizado (modelos de HOF) la cobertura de las especies de plantas más frecuentes y abundantes a lo largo del gradiente de distancia (**Figura 11**).

En concreto se ha modelizado la respuesta del 83% (las 39 especies más frecuentes y abundantes; ver **Anexo B**) del total de plantas vasculares registradas en el estudio, que fueron 47 pertenecientes a 13 grupos taxonómicos. De las especies modelizadas, 21 especies muestran respuesta unimodal, 13 muestran respuesta unimodal simétrica, modelo IV (*Apco, Bepe, Cysc, Gapa, Gero, Hipi, Hyra, Leta, Scan, Spru, Trstria, Trst, Vubr*), y 8 de ellas unimodal asimétrica, modelo V (*Anar, Cegl, Feru, Gemo, Hegl, Phpr, Plla, Trre*), siendo su cobertura mayor en distintos puntos del gradiente de distancia. Algunas como *Gapa, Gemo, Gero, Hipi, Hegl* e *Hyra* alcanzan mayor cobertura bajo el matorral (posiciones 2 ó 3), mientras que otras alcanzan mayor cobertura en las posiciones más alejadas del tronco del arbusto (*Apco, Phpr, Plla, Scan, Trstria, Trre, Trst, Vubr*), y algunas son más abundantes en la zona de borde (*Bepe, Cegl*).

Doce especies muestran modelo II, 4 con tendencia creciente (*Popa, Lori, Seja* y *Trgl*), aumentando su cobertura con la distancia al tronco del arbusto, y 9 con tendencia decreciente (*Caco, Gaap, Hose, Mesa, Ruac, Segá, Sool, Vear* y *Visa*), disminuyendo su cobertura al aumentar la distancia al tronco del arbusto. Una especie (*Trdu*) sigue modelo III con tendencia creciente, aumentando su cobertura hasta el borde (distancia 4) y estabilizándose después.

Y finalmente, un grupo de tres especies siguen modelo I, cuya cobertura se mantiene constante a lo largo del gradiente de distancia al arbusto, y que no se representan en la **Figura 11**. Se trata de las especies anuales: *Aphanes microcarpa*, *Filago pyramidata* y *Petrorrhagia nanteuilli*.

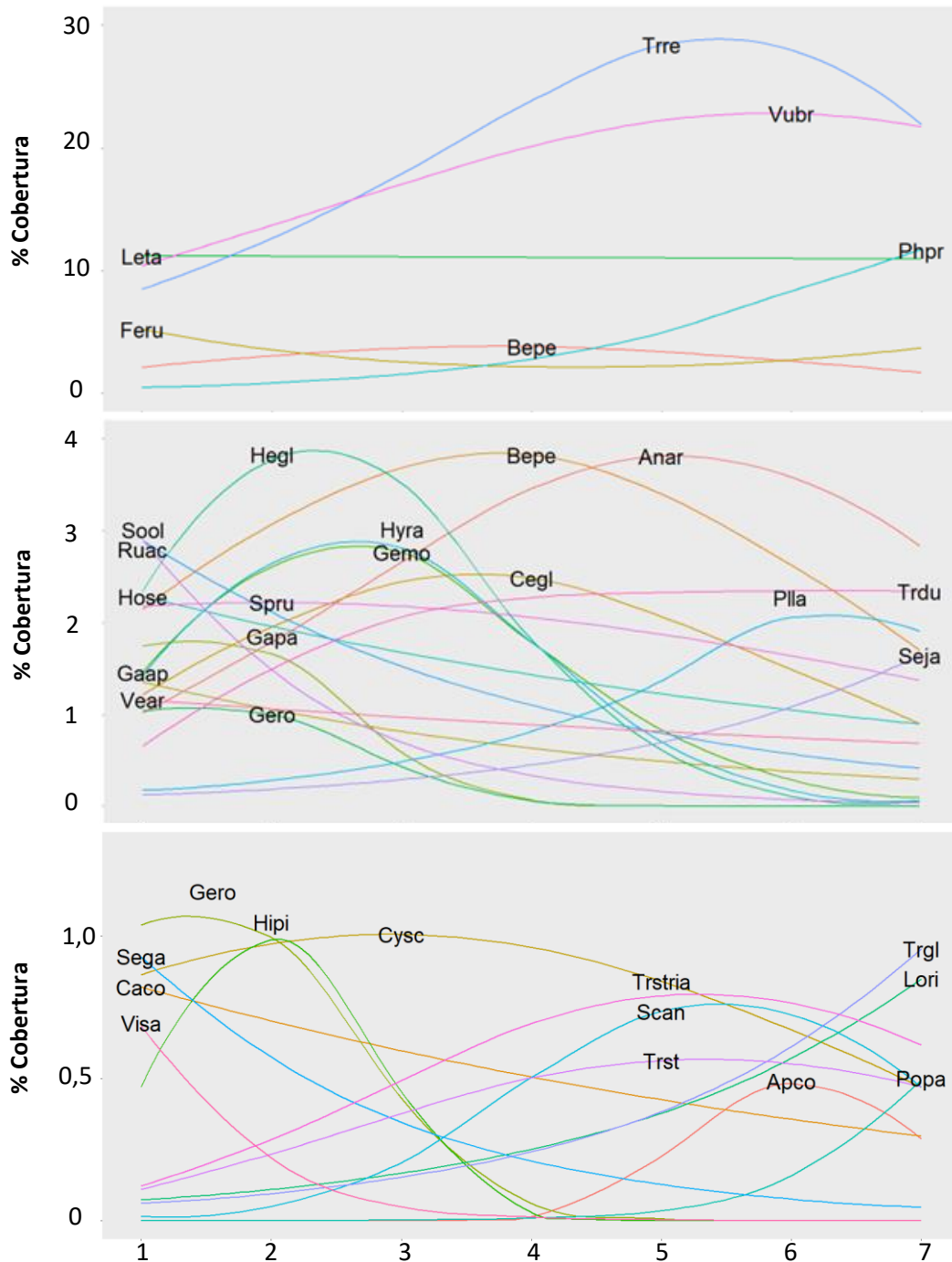


Figura 11. Modelos de HOF de la cobertura de las especies en función de la distancia al tronco del arbusto: las especies se identifican con las dos primera letras del nombre genérico y del específico: Anar: *Anthemis arvensis*, Apco: *Aphanes cornucopioides*, Bepe: *Bellis perennis*, Caco: *Carlina corymbosa*, Cegl: *Cerastium glomeratum*, Cysc: *Cytisus scoparius*, Feru: *Festuca rubra*, Gaap: *Galium aparine*, Gapa: *Galium parisiense*, Gemo: *Geranium molle*; Gero: *Geranium rotundifolium*, Hegl: *Herniaria glabra*, Hipi: *Hieracium pilosela*, Hose: *Holcus setiglumis*, Hyra: *Hypochoeris radicata*, Leta: *Leontodon taraxacoides*, Lori: *Lolium rigidum*, Phpr: *Phleum pratense*, Plla: *Plantago lanceolata*, Popa: *Poa pratensis*, Ruac: *Rumex acetosella*, Scan: *Scleranthus annuus*, Sega: *Senecio gallicus*, Seja: *Senecio jacobaea*, Sool: *Sonchus oleraceus*, Spru: *Spergularia rubra*, Trdu: *Trifolium dubium*, Trgl: *Trifolium glomeratum*, Trre: *Trifolium repens*, Trst: *Trifolium strictum*, Trstria: *Trifolium striatum*, Vear: *Veronica arvensis*; Visa: *Vicia sativa*, Vubr: *Vulpia bromoides*. Para facilitar la visualización el nombre está situado en la distancia donde la cobertura es máxima.

4.2. Efecto de *Cytisus scoparius* sobre la diversidad y sus componentes.

4.2.1. A nivel de inventario (diversidad alfa; $H'\alpha$).

En la figura 12 se recogen los valores de diversidad por inventario ($H'\alpha$; **Figura 12.A**) y sus componentes riqueza y equitatividad ($S\alpha$ y $E\alpha$; **Figuras 12.B** y **12.C**), calculados como media de las cinco plantas, a lo largo del gradiente de distancia desde el tronco del arbusto en las cuatro orientaciones (N, S, E, W).

$H'\alpha$ apenas varía con la distancia en las orientaciones sur y norte, aunque parece aumentar levemente en la orientación oeste y disminuir en la este (**Figura 12.A**). Debido a esas tendencias opuestas entre algunas orientaciones, $H'\alpha$ se mantiene constante con la distancia cuando se agrupan los datos de las 4 orientaciones (**Figura 13.A**). De hecho, el análisis de modelos mixtos lineales aplicado a los datos indica que $H'\alpha$ no difiere significativamente ($p > 0,05$) ni en función de la distancia al arbusto ni en función de la orientación (**Tabla 2; Figura 13.A**). En resumen, $H'\alpha$ oscila en torno a $1,61 \pm 0,03$ (media \pm error estándar; $n=140$).

La riqueza por inventario ($S\alpha$) aumenta con la distancia al arbusto en las 4 orientaciones (**Figura 12.B**) y la equitatividad por inventario ($E\alpha$) muestra una tendencia descendente al menos en tres de las 4 orientaciones (**Figura 12.C**). Al contrario que $H'\alpha$, el análisis de modelos mixtos lineales aplicado a los datos de ambas componentes de la diversidad indica que sí se ven influenciadas por la distancia (**Tabla 2**). La $S\alpha$ aumenta ligeramente con la distancia ($p=0,004$), de 8 a 10 especies por inventario (**Figura 13.B**), mientras que la $E\alpha$ disminuye ligeramente con la distancia desde 0,8 a 0,7 ($p = 0,018$; **Figura 13.C**).

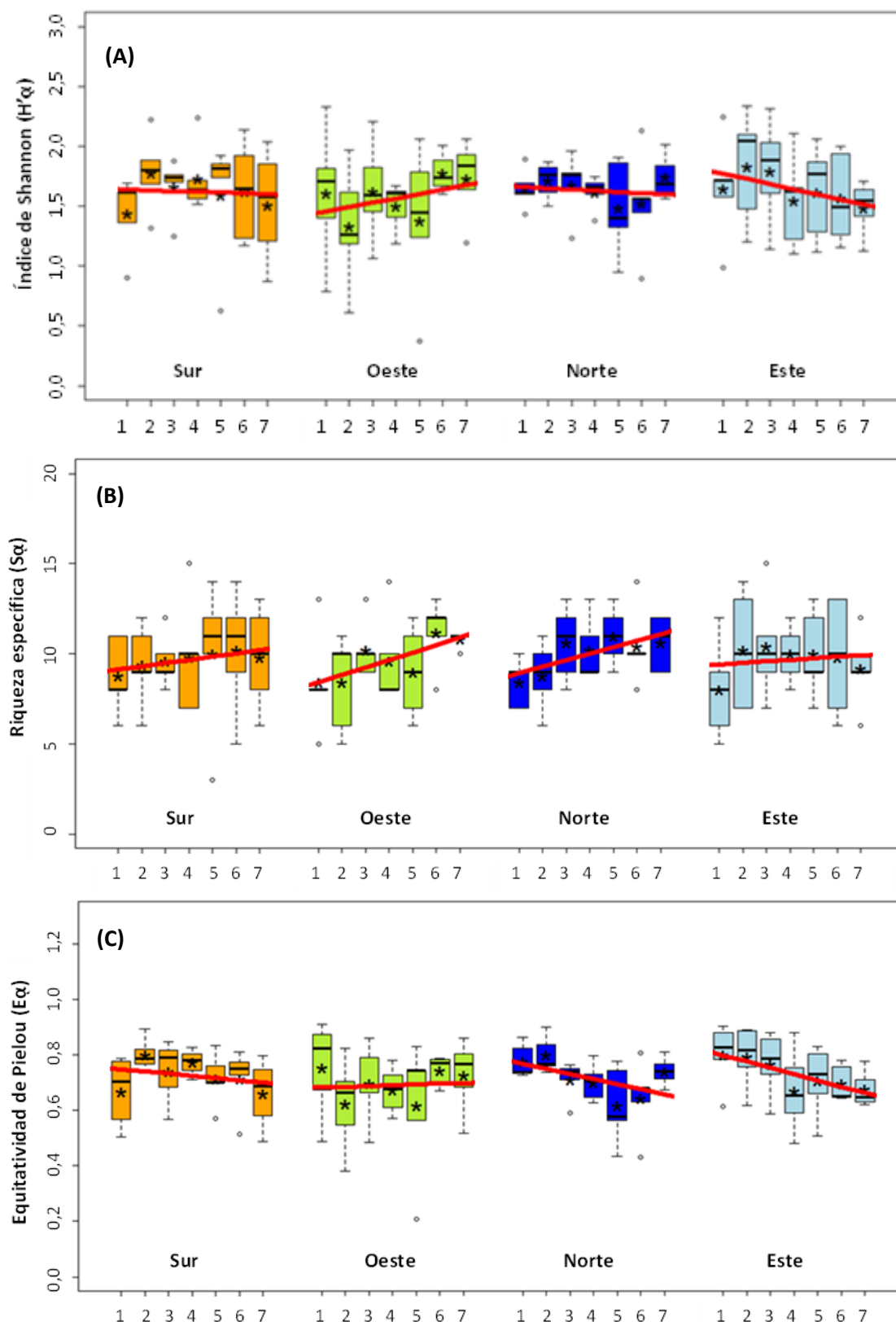


Figura 12. Diversidad inventario **(A)** y sus componentes (riqueza, **B**, y equitatividad, **C**) a lo largo del gradiente de distancia al arbusto en las cuatro orientaciones. Se incluyen las medianas, la media aritmética (*) y la predicción del modelo lineal final (línea roja).

Tabla 2. Resultados del ANOVA (F y significación: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$) aplicado a los modelos mixtos lineales que mejor se ajustan a los datos de diversidad inventario y sus componentes.

	Distancia	Orientación	Distancia x Orientación
$H'\alpha$	0,147	0,329	1,196
$S\alpha$	8,7379**	0,236	0,7679
$E\alpha$	5,7241*	0,832	1,3694

$H'\alpha$ = diversidad de Shannon, $S\alpha$ = riqueza y $E\alpha$ = equitatividad de Pielou.

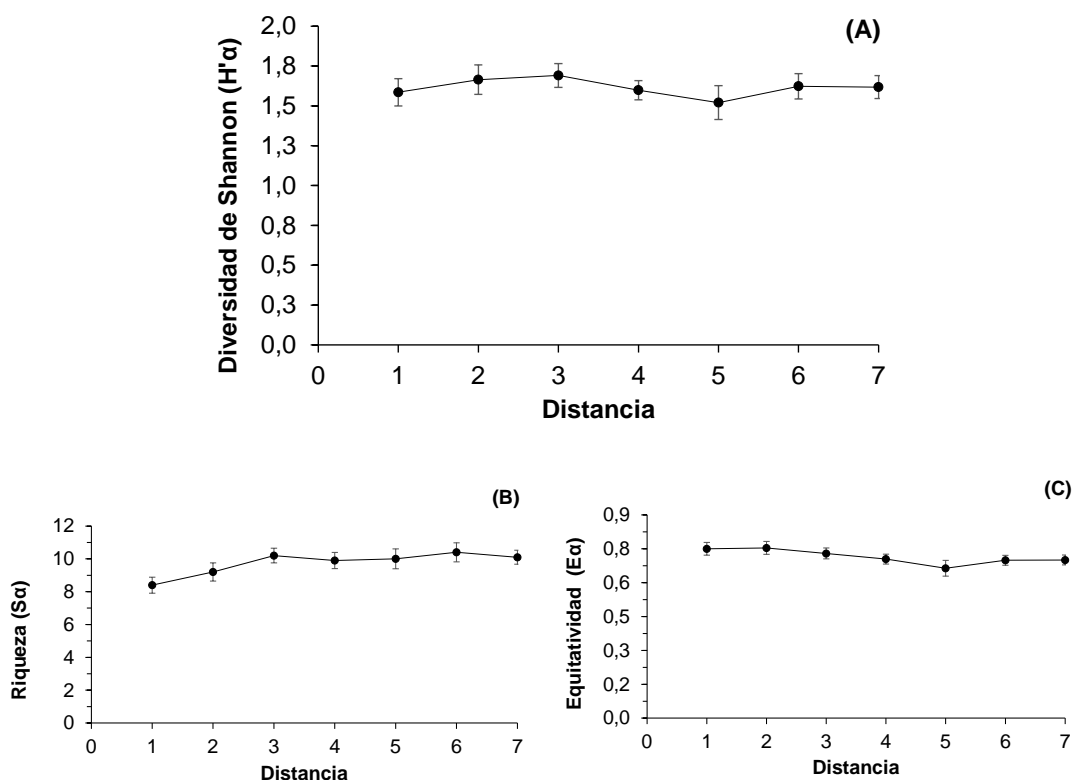


Figura 13. Tendencia de la diversidad de Shannon (A) y sus componentes, Riqueza (B) y equitatividad (C) con la distancia (n=20 por distancia), a nivel de inventario.

4.2.2. Diversidad acumulada y sus componentes (riqueza y equitatividad) a lo largo del gradiente de distancia.

La diversidad acumulada (H'_{acum}), calculada al ir agregando los inventarios contiguos de las 7 distancias para cada orientación, no muestra grandes diferencias en las tendencias según la orientación (**Figura 14.A**). El comportamiento de H'_{acum} es similar en las cuatro orientaciones, siguiendo un modelo cuadrático convexo que tiende a estabilizarse fuera de la cubierta del arbusto, aunque en la orientación oeste la diversidad muestra un incremento que sigue una tendencia casi lineal. Los resultados

de los modelos mixtos revelan que H'_{acum} difiere significativamente con la distancia ($p < 0,0001$), mientras que la influencia de la orientación no llega a ser significativa ($p = 0,082$) (**Tabla 3; Figura 14.A**). La ausencia de interacción *distancia x orientación* indica que la tendencia creciente de H'_{acum} con la distancia es similar en las cuatro orientaciones, aunque en la sur se parte del menor valor y se observa un incremento mayor entre los dos primeros inventarios bajo el matorral, respecto a la orientación norte.

La riqueza acumulada (S_{acum}) también aumenta siguiendo un modelo cuadrático convexo, desde el arbusto hacia los espacios abiertos, estabilizándose en torno a 20 especies a partir de 1,2 m de distancia (inventario 6), aunque existen diferencias entre orientaciones en los valores alcanzados, siendo más bajos en la orientación oeste (**Tabla 3; Figura 14.B**). Sin embargo, la interacción *distancia x orientación* no es significativa, lo que indica que la tendencia creciente observada se mantiene en las cuatro orientaciones (**Figura 14.B**).

La equitatividad acumulada (E_{acum}) parece descender, de manera general, desde el arbusto hacia fuera, siguiendo una curva cuadrática cóncava suavizada, salvo en la orientación sur, donde la equitatividad en el primer inventario más cercano al tronco es más baja que en el resto. Sin embargo, a pesar de las diferentes tendencias en las orientaciones (**Figura 14.C**), los resultados de los modelos mixtos indican que el efecto de la distancia no es significativo ($p=0,076$), ni tampoco el de la orientación ($p=0,055$), por lo que la equitatividad apenas varía.

Tabla 3. Resultados del ANOVA (F y significación: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$) aplicado a los modelos mixtos finales que mejor se ajustan a los datos de diversidad acumulada y sus componentes.

	Distancia	Orientación	Distancia ²	Distancia x Orientación	Orientación x distancia ²
H'_{acum}	32,379***	2,290	5,197*	0,668	0,743
S_{acum}	270,225***	3,428*	10,425**	0,360	0,236
E_{acum}	3,202	2,597	0,004	1,265	0,935

H'_{acum} = diversidad de Shannon; S_{acum} = riqueza; E_{acum} = equitatividad de Pielou a medida que se van incorporando los inventarios contiguos del gradiente de distancia para cada orientación.

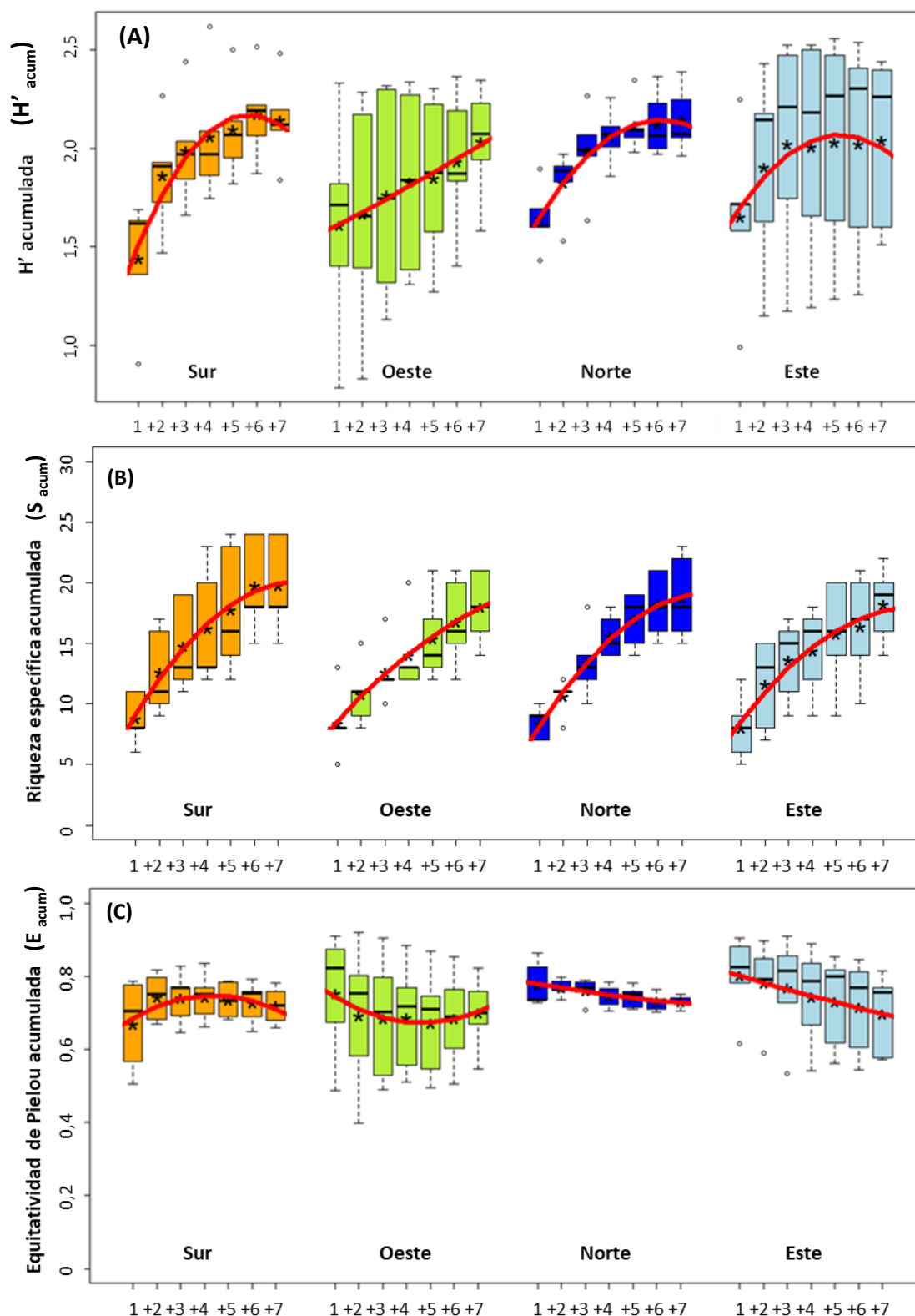


Figura 4. Diversidad acumulada **(A)** y sus componentes (riqueza, **B**, y equitatividad, **C**) a lo largo del gradiente de distancia al arbusto en las cuatro orientaciones. Se incluyen las medianas, la media aritmética (*) y la predicción del modelo lineal final (línea roja).

4.2.3. Diversidades beta ($H'\beta$) y gamma ($H'\gamma$).

4.2.3.1. Agrupando los inventarios de las siete distancias para cada orientación (n=20; 4 orientaciones x 5 plantas).

La diversidad beta ($H'\beta^{\circ}$), calculada tras la primera agrupación de los inventarios, oscila en torno a $0,48 \pm 0,030$ (media \pm error estándar) y no difiere significativamente entre orientaciones (**Tabla 4; Figura 15.A**), aunque el valor medio más bajo se obtiene en la orientación este ($0,399 \pm 0,057$).

La diversidad gamma ($H'\gamma^{\circ}$), calculada tras esta agrupación de los inventarios, alcanza valores de $2,09 \pm 0,06$ y tampoco difiere significativamente entre orientaciones (**Tabla 4; Figura 15.B**), aunque los valores sean algo más bajos en las orientaciones oeste y este. La riqueza alcanza un valor medio de $19,1 \pm 0,78$ especies y no difiere entre orientaciones al igual que la equitatividad, que varía en torno a $0,711 \pm 0,017$ (**Tabla 4; Figura 15.C y 15.D**).

Tabla 4. Resultados del ANOVA aplicado a cada modelo mixto lineal final que mejor se ajusta a los datos de diversidad beta y gamma y a sus componentes, agrupando los inventarios contiguos de las siete distancias para cada orientación.

	Orientación	
	F	p
$H'\beta^{\circ}$	0,927	0,457
$H'\gamma^{\circ}$	0,280	0,839
S_{γ}°	0,259	0,853
E_{γ}°	0,215	0,884

$H'\beta^{\circ}$ = diversidad beta de Margalef; $H'\gamma^{\circ}$ = diversidad gamma de Shannon; S_{γ}° = riqueza específica; E_{γ}° = equitatividad de Pielou.

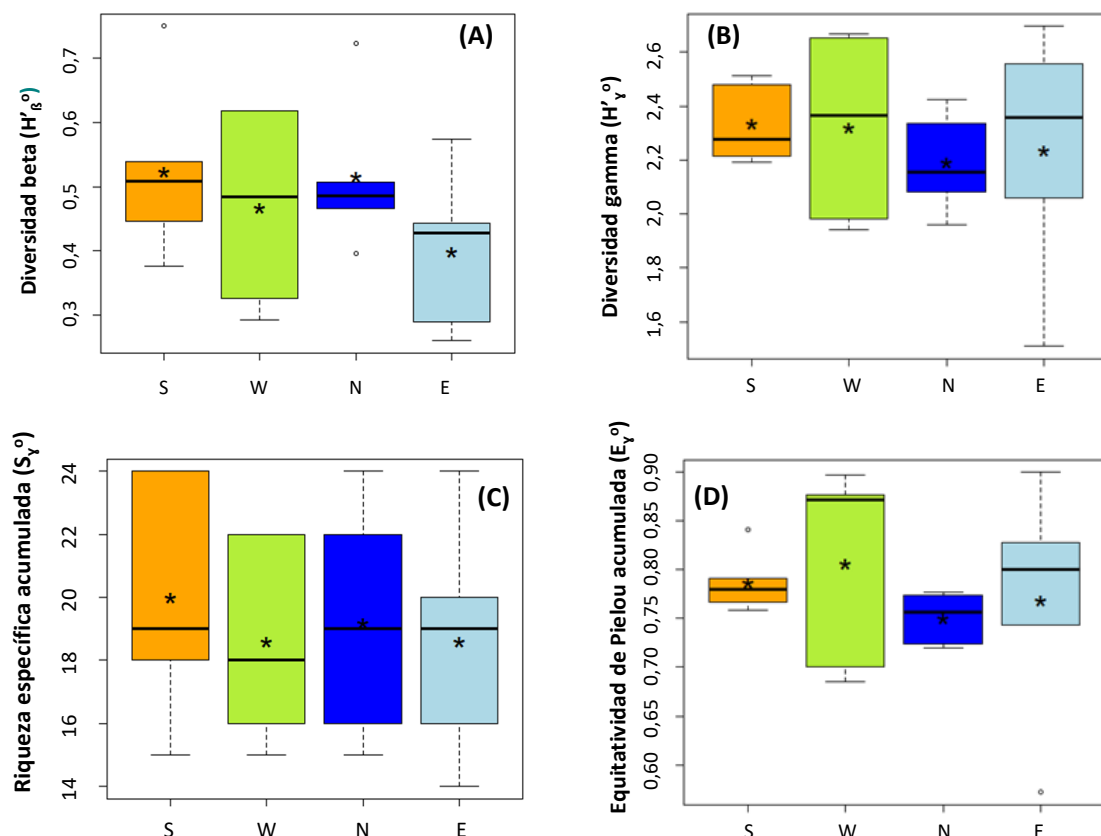


Figura 15. Diversidad beta (A), Diversidad gamma (B) y sus componentes (riqueza, C, y equitatividad, D), agrupando los inventarios contiguos de las siete distancias para cada orientación. Se incluyen las medianas, la media aritmética (*) y la predicción del modelo lineal final (línea roja).

4.2.3.2. Agrupando los inventarios de las cuatro orientaciones para cada distancia (n=35; 7 distancias x 5 plantas).

La diversidad beta ($H'\beta^d$), calculada tras la segunda agrupación de los inventarios, oscila entre $0,428 \pm 0,02$ (media \pm error estándar), siendo el valor medio muy parecida al de $H'\beta^o$ obtenido tras la primera agrupación de los inventarios. Sin embargo, ahora sí se encuentran diferencias significativas con la distancia ($p = 0,024$), y $H'\beta^d$ sigue una tendencia descendente y ligeramente cóncava que se ajusta al modelo cuadrático (Tabla 5; Figura 16.A), siendo mayor bajo la cubierta del arbusto.

La diversidad gamma ($H'\gamma^d$), calculada tras esta segunda agrupación de los inventarios, alcanza valores de $2,043 \pm 0,043$, ligeramente más bajos que los obtenidos tras la primera agrupación de los inventarios. Aunque sus valores no difieren significativamente ($p=0,1$) con la distancia al arbusto (Tabla 5; Figura 16.B) se observa una tendencia similar a la que muestra la diversidad beta y el modelo que mejor se ajusta también es el cuadrático.

Tabla 5. Resultados del ANOVA (F y significación: *p<0,05, **p<0,01) aplicado a cada modelo mixto final que mejor se ajusta a los datos de diversidad beta y gamma y sus componentes, agrupando los inventarios de las cuatro orientaciones para cada distancia.

	Distancia	Distancia ²
$H'\beta^d$	5,710*	1,239
$H'\gamma^d$	2,836	0,366
$S\gamma^d$	2,777	0,359
$E\gamma^d$	10,572**	1,578

$H'\beta^d$ = diversidad beta de Margalef; $H'\gamma^d$ = diversidad gamma de Shannon; $S\gamma^d$ = riqueza específica; $E\gamma^d$ = equitatividad de Pielou.

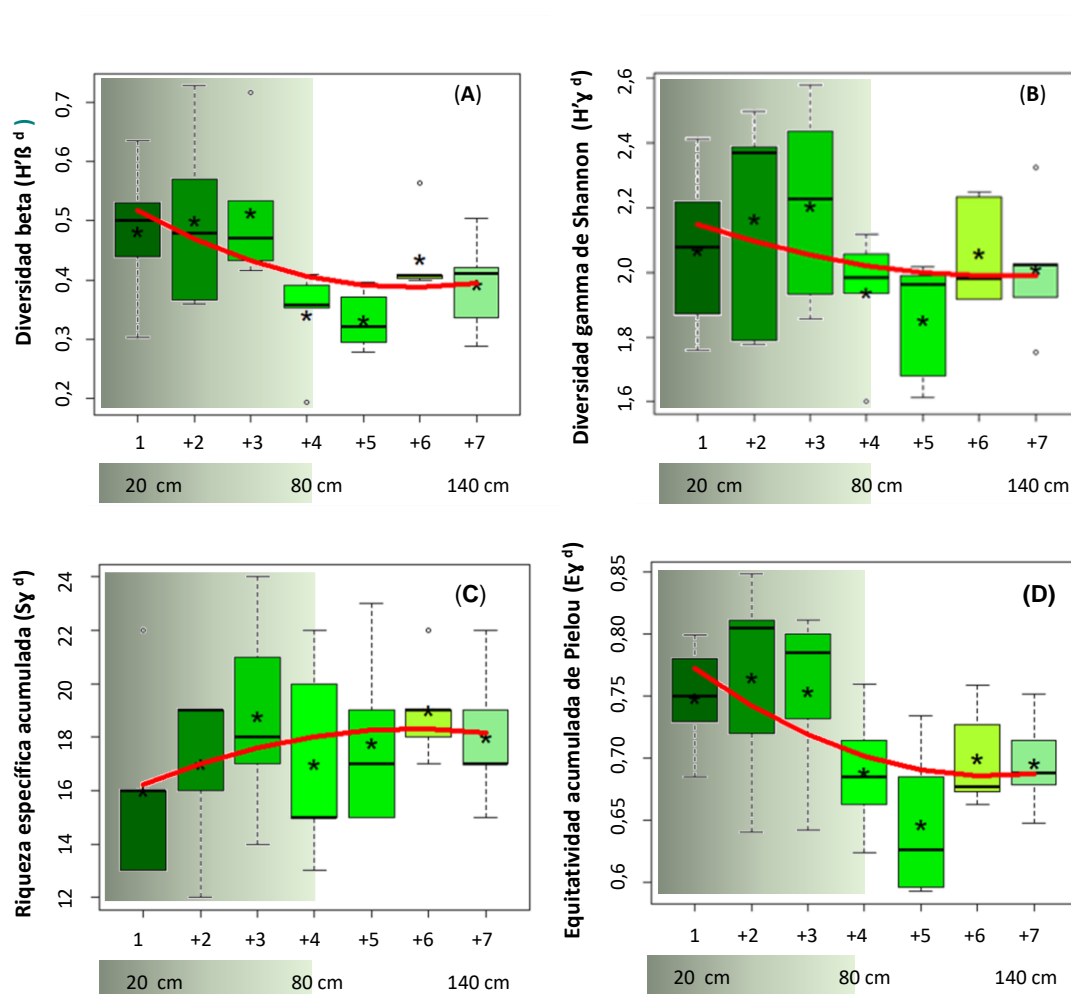


Figura 16. Diversidad beta (A), Diversidad gamma (B) y sus componentes (riqueza, C, y equitatividad, D), agrupando los inventarios de las cuatro orientaciones para cada distancia. Se incluyen las medianas, la media aritmética (*) y la predicción del modelo lineal final (línea roja). El sombreado representa el área de influencia del arbusto.

La riqueza de especies (Sy^d) alcanza un valor medio de $17,657 \pm 0,526$, dos unidades por debajo del que se obtiene tras la primera agrupación. Sy^d no difiere significativamente ($p = 0,08$) con la distancia al arbusto, aunque el modelo cuadrático, que es el que mejor se ajusta a los datos, muestra una ligera convexidad en la tendencia de la riqueza a lo largo del gradiente de distancia, con mayor riqueza de especies en la zona intermedia del gradiente (efecto borde) aunque luego se estabiliza en la zona más alejada del arbusto (**Tabla 5; Figura 16.C**). Finalmente, la equitatividad (Ey^d) alcanza un valor medio de $0,714 \pm 0,011$, y muestra una tendencia descendente significativa ($p = 0,003$) que sigue un modelo cuadrático (**Tabla 5; Figura 16.D**).

5. DISCUSIÓN

5.1. Cambios en la composición florística

Nuestros resultados, derivados del estudio de la composición específica y diversidad de herbáceas a lo largo de transectos dispuestos en las 4 orientaciones principales, alrededor de matorrales aislados en los pastos generados tras la rehabilitación de El Sestil, sugieren que las plantas aisladas de *Cytisus scoparius* inducen diferencias significativas en la composición florística de los pastizales establecidos sobre antiguas minas de carbón rehabilitadas del noroeste de Palencia. La distancia al arbusto se revela como el segundo factor de variación más influyente en las diferencias de composición florística registradas, mientras que la orientación no resulta significativa.

Los pastizales mineros del norte de Palencia guardan ciertas similitudes con otros sistemas, como la sabana (ver Gómez-Sal *et al.*, 1999) o los sistemas de *Retama sphaerocarpa* en el centro y sur peninsular (López-Pintor *et al.*, 2003), en los que la organización global es la de una matriz dominada por vegetación herbácea y de condiciones típicas de áreas abiertas, intercalada con parches de matorral en forma de islas, que imponen características bióticas y abióticas bastante diferentes. De este modo, la heterogeneidad microambiental generada por los arbustos (Pugnaire *et al.*, 1996a, 1996b; Tewksbury y Lloyd, 2001; Domínguez *et al.*, 2015) explicaría, en gran medida, los patrones de distribución de las especies herbáceas del pastizal minero, debida a la presencia de los arbustos que actúan como islas microclimáticas y de fertilidad (García-Moya y McKell, 1970; Muñoz-Cerro *et al.*, 2023). Las herbáceas pueden beneficiarse de una mayor disponibilidad de agua debajo de los arbustos (Went, 1942; Muller 1953; Fowler, 1986), así como de una mayor disponibilidad de nutrientes (Callaway *et al.*, 1991; Rostagno *et al.*, 1991; Gutiérrez *et al.*, 1993).

En este sentido, hay varios estudios que demuestran, la mejora microclimática y edáfica asociada al arbusto *Retama sphaerocarpa*, en el centro y sur peninsular, al modificar la cantidad de luz y la temperatura y humedad del aire y del suelo, debido a la sombra de su cubierta, al aportar materia orgánica y nutrientes y al aumentar el contenido de agua en el suelo (Pugnaire *et al.*, 1996a, 1996b; Moro *et al.*, 1997b).

García-Ibáñez (2001) calculó que los arbustos de *Cytisus scoparius* retornan al suelo unos 58,0 kg de N total y concluye que modifican positivamente variables edáficas como textura, capacidad máxima de retención de agua, pH, capacidad de intercambio catiónico, N total, N amonio y N nitrato, entre otras. Los arbustos de *Cytisus multiflorus* contribuyen a incrementar significativamente el contenido de materia orgánica del suelo en dehesas de la provincia de Salamanca, en ambiente Mediterráneo sub-húmedo (Costa *et al.*, 2017)

Alday *et al.* (2014) encontraron un importante efecto positivo del volumen de los arbustos de *Cytisus scoparius* y *Genista florida* (activos colonizadores de las minas de carbón rehabilitadas a pastizales del noroeste de Palencia) en algunas condiciones microambientales, como el espesor de la capa de materia orgánica del suelo y la cobertura de briófitos (indicativo del grado de humedad), contribuyendo a generar heterogeneidad ambiental bajo los arbustos más grandes. A su vez, relacionan el gradiente de volumen de los arbustos con la composición de las especies herbáceas.

Muñoz-Cerro *et al.* (2023) demostraron un incremento en la fertilidad del suelo bajo los arbustos de *Cytisus scoparius* y *Genista florida* en pastizales mineros próximos al área de estudio, debido a la acumulación de materia orgánica, así como un efecto indirecto positivo sobre las propiedades físicas del suelo (reducen la compactación) al atenuar los efectos negativos del pisoteo del ganado (vacas y caballos) y de los ungulados silvestres (ciervo, corzo, jabalí). Esos resultados demuestran cómo los arbustos de estas especies contribuyen a la mejora del suelo minero, ayudando a facilitar el establecimiento de plantas en minas recuperadas, lo que tiene importantes implicaciones para la restauración de pastizales, especialmente en presencia de ganado.

También Sánchez-Hellín (2021) encontró que manchas mixtas de *C. scoparius* y *G. florida* contribuyen a incrementar el espesor del horizonte mineral que cubre el suelo minero en las minas de carbón del norte de Palencia, así como el contenido en materia orgánica, carbono, nitrógeno, magnesio de cambio, la conductividad eléctrica, la capacidad de intercambio catiónico. Mientras que reducen la densidad aparente

(indicativo de menor compactación del suelo bajo el arbusto), el pH, el contenido de arcilla y del sodio de cambio, así como de la relación carbono fácilmente oxidable respecto al carbono total (indicativo de menor cantidad de formas lábiles del carbono bajo el arbusto).

Por tanto, el estrato herbáceo responde a la gran variedad de microambientes creados por los arbustos, cambiando su composición y abundancia de especies (Scifres *et al.*, 1988; Pieper 1990; Fuhlendorf y Smeins, 1997; López-Pintor *et al.*, 2003). La heterogeneidad espacial introducida por el dosel de arbustos puede extenderse más allá de la proyección de su cubierta, y ser diferente en función de la exposición (lado norte o sur del arbusto; López-Pintor, 2003). Los herbívoros pueden contribuir aún más a la heterogeneidad espacial de estos sistemas, a través de la selección del hábitat y la segregación espacial de sus actividades (López-Pintor *et al.*, 2003).

En particular, en nuestro estudio, se observa un efecto diferencial de plantas individuales de arbustos (*Cytisus scoparius*) sobre la composición de la comunidad herbácea subyacente, como también muestran otros autores. Así, Tárrega y Luis (1988-89) encuentran diferencias en el efecto de 10 individuos de sabina (*Juniperus thurifera*) sobre la composición de la comunidad herbácea cercana, que permitió su agrupación en función de la especie de gramínea que predominaba bajo su copa (*Bromus erectus* o *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*).

Además, se observa cómo el gradiente ambiental determinado por la distancia al arbusto induce cambios en la composición y abundancia de las especies del pasto, desde el centro del arbusto a la periferia del dosel como se ha encontrado para otras especies de arbustos (López-Pintor, 2003; López-Pintor *et al.*, 2003; Moro *et al.*, 1997b; Pugnaire *et al.*, 1996b; Pugnaire y Lázaro, 2000). Las especies herbáceas responden a las diferentes condiciones de áreas abiertas, zona de borde y bajo la cubierta del arbusto, ajustando su abundancia y dando lugar incluso a una segregación espacial de especies a lo largo del gradiente de distancia.

Así, las especies más abundantes en los pastos del área de estudio, *Trifolium repens*, *Vulpia bromoides*, *Phleum pratense* y *Leontodon taraxacoides*, se encuentran a lo largo de todo el gradiente de distancia al arbusto, aunque las tres primeras alcanzan mayor cobertura en los espacios abiertos, junto a otras especies menos abundantes (*Aphanes cornucopioides*, *Lolium rigidum*, *Plantago lanceolata*, *Poa pratensis*, *Scleranthus annuus*, *Trifolium glomeratum*, *Trifolium striatum* y *Trifolium*

strictum). Muchas de estas especies, como *T. repens* o *P. pratense*, son especies que tienden a alcanzar mayores coberturas en terrenos pastados (Voisin, 1962), hecho al que suele contribuir su habitual elevada tolerancia al pisoteo, como es el caso de *T. repens* o algunas especies de los géneros *Plantago* y *Leontodon*, o del grupo *taraxacum* (Voisin, 1962).

Otras especies como *Bellis perennis* (*Asteraceae*) y *Cerastium glomeratum* (*Caryophyllaceae*) muestran preferencia por el ambiente de borde, mientras que *Trifolium dubium* prefiere los ambientes de borde y fuera, e *Hieracium pilosella*, *Senecio gallicus* y *Vicia sativa* prefieren los ambientes de borde y bajo arbusto. En este caso, la tolerancia al pisoteo, con especies como *B. perennis* (Voisin, 1962), sigue siendo un rasgo aún frecuente.

Numerosas especies alcanzan mayor cobertura bajo el arbusto (*Carlina corymbosa*, *Galium aparine*, *Galium parisiense*, *Geranium molle*, *Geranium rotundifolium*, *Hispidela hispánica*, *Herniaria glaba*, *Holcus setiglumis*, *Hypochoeris radicata*, *Rumex acetosella*, *Senecio gallicus*, *Veronica arvensis* y *Vicia sativa*). Entre ellas, predominan las especies de la familia *Geraniaceae*, que no resisten bien al pisoteo (Voisin, 1962), por lo que el efecto protector del arbusto bajo su copa puede beneficiarlas. No obstante, la distribución de las especies de éste y de los demás grupos no está gobernada exclusivamente por su tolerancia al pisoteo, aunque sea un rasgo de gran importancia.

Junto a *Geraniaceae*, otra familia que es más abundante en los ambientes de bajo y borde es *Asteraceae* (*Hieracium pilosella*, *Hypochoeris radicata*, *Sonchus oleraceus*, *Senecio gallicus*, *Senecio jacobaea*, *Bellis perennis*, *Carlina corymbosa*), aunque también incluya especies que son más abundantes en el ambiente de fuera (*Anthemis arvensis*) o en todo el gradiente (*Leontodon taraxacoides*). En concreto, la mayor abundancia de *Bellis perennis* en el ambiente de borde, y posiblemente de *Leontodon taraxacoides* en todo el gradiente, se podría explicar por su mayor resistencia al pisoteo (Voisin, 1962). No obstante, para el comportamiento de la familia *Asteraceae* en su conjunto, en respuesta al efecto del matorral, hay que tener en cuenta la capacidad del arbusto para interceptar el agua de lluvia y la cantidad de precipitación del lugar (Tielborguer y Kadmon, 2000; Echavarría, 2008) y por tanto de generación de un microclima.

Esos resultados explicarían, a su vez, el efecto facilitador de *Cytisus multiflorus* sobre la cobertura de la familia *Asteraceae* encontrado en pastos de dehesas de

encina de la provincia de Salamanca únicamente bajo condiciones de mayor disponibilidad de agua y nutrientes bajo su cubierta: suelo eutrófico, 693 mm de precipitación anual y 260 mm en primavera, abril-junio (Echavarría, 2008). En nuestro estudio, la precipitación anual (646 mm) y en primavera (164,4 mm) en el año de muestreo fueron incluso menores y se observa un efecto positivo de *C. scoparius* sobre la cobertura de compuestas bajo su cubierta. No obstante, la relación facilitadora tal como se ha documentado en El Sestil, puede variar en el futuro. Así, Tielborguer y Kadmon (2000), estudiando la facilitación de los arbustos sobre *Asteraceae* en ambientes desérticos, encontraron que al menos durante los años muy secos, el matorral tiene un efecto negativo sobre la disponibilidad del agua para las compuestas y otras familias (poligonáceas, geraniáceas) debido a la intercepción del agua de lluvia durante periodos de sequía pronunciada.

Volviendo a los patrones de distribución de las especies y sus requerimientos y preferencias ecológicas, las especies con respuesta unimodal muestran, en general, nichos más estrechos cuando predominan bajo el arbusto, lo que sugiere mayor especialización para vivir en esas condiciones de mayor humedad y menor iluminación; es el caso de *Hieracium pilosella*, *Geranium rotundifolium*, *Vicia sativa* o *Geranium molle*. También la heterogenidad espacial y tasa de cambio a lo largo del gradiente de distancia bajo los arbustos es elevada, y por tanto los nichos potenciales generados son más estrechos,

Por su parte, las leguminosas del género *Trifolium* (*T. dubium*, *T. striatum*, *T. strictum*, *T. glomeratum* y *T. repens*) tienden a predominar en las zonas más alejadas de la influencia del arbusto, siendo la especie más abundante en nuestros pastos *T. repens*. Hay estudios que demuestran la necesidad de iluminación y adaptación al pisoteo de *T. repens* (Voisin, 1962), que se beneficia del pastoreo por ser una especie estolonífera y con tallos rastreros, de modo que los herbívoros solo cosechan las hojas y los pecíolos tiernos (Sigcha *et al.*, 2018). El pastoreo intenso hace que esta especie de trébol sea competitiva frente a especies más agresivas, como las gramíneas, y contribuye a su expansión al utilizar la luz de manera eficiente y resistir el pisoteo (Pallavicini *et al.*, 2015). Otras leguminosas (*Vicia sativa*, *Medicago sativa*) prefieren el ambiente bajo arbusto, pero como son poco abundantes en nuestros pastos podemos decir que, en general, este grupo taxonómico predomina fuera del arbusto en el área de estudio. Un patrón similar se observa en pastizales de dehesa de encina de la provincia de Salamanca en presencia de *Cytisus multiflorus* en suelos con diferente

fertilidad y en años con diferencias en la precipitación anual y en primavera (Echavarría, 2008).

Al contrario de las familias anteriores y en otros estudios, no se observa un patrón claro en la familia *Poaceae*, en cuanto a su predominio en uno u otro ambiente. De este modo, en nuestro estudio, las gramíneas, como grupo taxonómico, no parece asociarse a zonas sin pastoreo (ambiente bajo arbusto) como sí se ha constatado en otras minas de carbón rehabilitadas a pastos cercanas en las que se excluyó el ganado ovino (Sigcha *et al.*, 2018). Por otro lado, la tendencia al aumento de gramíneas bajo la cubierta de arbustos se ha detectado en árboles (Díez *et al.*, 1991) y para otras especies arbustivas como *Retama sphaerocarpa* (Pugnaire *et al.*, 1996b; Moro *et al.*, 1997a) y *Cytisus multiflorus*: Echavarría, 2008). Dentro del grupo de las gramíneas, algunas especies, como *Phleum pratense*, muestran cobertura bastante constante a lo largo del gradiente de distancia. Otro grupo de gramíneas, entre las que se vuelve a encontrar *P. pratense*, pero también incluye especies como *Lolium rigidum* y *Poa pratensis*, muestra mayor cobertura fuera del arbusto, posiblemente por su mayor resistencia al pisoteo, como se ha documentado para las dos especies del género *Phleum* (Voisin, 1962), y por requerir ambientes con elevada iluminación, como es el caso de *P. pratense* (Voisin, 1962). Por último, un tercer grupo de gramíneas, entre las que se encuentra *Holcus setiglumis*, muestra mayor cobertura bajo el arbusto.

Nuestros resultados sugieren, por tanto, un reemplazo no solo de especies sino también de algunos grupos taxonómicos a lo largo del gradiente de distancia al arbusto, como ilustra la **Figura 17**.

Alday *et al.* (2014) demostraron que existe un cambio en la composición de especies herbáceas, por el efecto de los arbustos grandes (mayor volumen) de *Cytisus scoparius* y *Genista florida*, desde una mayor abundancia de especies anuales demandantes de luz y de leguminosas en los espacios abiertos, hacia una mayor abundancia de especies con altas necesidades hídricas, adaptadas a la sombra y de hoja ancha bajo los arbustos grandes.

Así como grandes escalas espaciales la selección de hábitat que realizan los herbívoros tiene un papel importante en la función de los ecosistemas y el mantenimiento de la heterogeneidad, mediante la redistribución de nutrientes en las heces (De Miguel *et al.*, 1997; Escudero *et al.*, 1985; Gómez Sal *et al.*, 1992), la segregación de especies de plantas a lo largo del gradiente de distancia al centro del arbusto se debe también, en parte, al papel de los herbívoros domésticos y silvestres

que, mediante pisoteo, ramoneo, excreciones, y dispersión de semillas, entre otros, modulan e incrementan la heterogeneidad espacial en estos sistemas, favoreciendo algunas especies herbáceas (López-Pintor, 2003; Sigcha *et al.*, 2018).

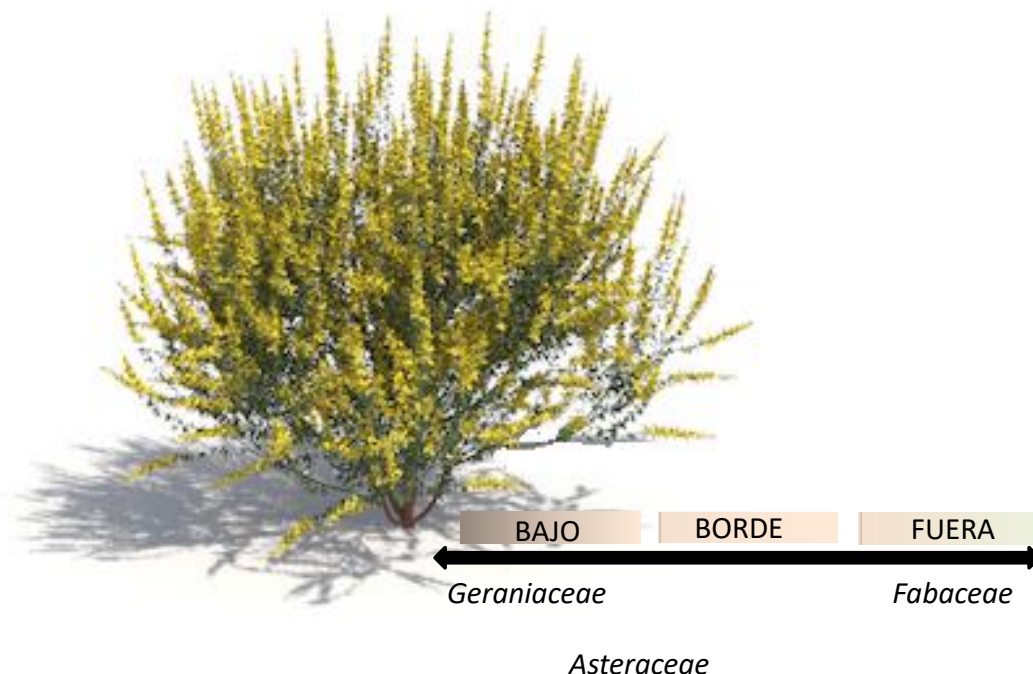


Figura 17. Esquema ilustrativo de las preferencias de micrositio de la mayoría de los individuos representantes de las familias *Geraniaceae*, *Asteraceae* y *Fabaceae*.

La superposición espacial de ambos efectos, el de los arbustos, mejorando el microambiente, y el de la actividad de los herbívoros, origina nichos donde se verán favorecidos distintos grupos de especies herbáceas, en función de sus características funcionales (López-Pintor *et al.*, 2003). Como se ha comentado anteriormente, en los pastos mineros estudiados, hay una elevada abundancia de especies con mecanismos para evitar o soportar la herbivoría en los espacios abiertos (por ejemplo, *Bellis perennis*, *Lolium rigidum*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis* y *Trifolium repens*), así como a la sequía, circunstancia que contrasta con la ausencia de adaptaciones específicas a condiciones de alta evapotranspiración en especies típicas del interior del dosel de las especies arbustivas (por ejemplo, *Geranium rotundifolium*, *Vicia sativa* o *Geranium molle*).

Sin embargo, en nuestro estudio no encontramos un efecto significativo de la orientación en la segregación espacial de las herbáceas determinada por los arbustos de *Cystus scoparius*, como sí se ha encontrado en los sistemas de *Retama*

sphaerocarpa (López-Pintor, 2003). Posiblemente la explicación esté en el tamaño de los arbustos. Los individuos de *Cytisus scoparius* de nuestro estudio son más pequeños que los ejemplares de *Retama sphaerocarpa* en el estudio de López-Pintor (2003). Ese menor tamaño podría impedir encontrar un efecto significativo de la orientación sobre la composición del pasto. De hecho, como ya se ha mencionado anteriormente, Alday *et al.* (2014) indican que solo los arbustos de *Cytisus scoparius* y *Genista florida* con mayor volumen son capaces de generar suficiente heterogeneidad espacial bajo su dosel como para determinar un cambio significativo en la composición de especies bajo ellos. También puede influir la gran heterogeneidad edáfica propia de los “suelos mineros” (López-Marcos *et al.*, 2020) que puede hacer necesario un mayor esfuerzo de muestreo (más plantas de arbustos seleccionadas) para que se puedan poder de manifiesto otras tendencias, como el efecto de la orientación bajo la influencia del matorral.

Por último, el regenerado de *Cytisus scoparius* se encuentra a lo largo de todo el gradiente de distancia, aunque es más abundante en los ambientes de bajo y borde. Probablemente su modo de dispersión balística, es decir, dehiscencia explosiva (Hoshovsky, 1986; Malo, 2004), y su dispersión a larga distancia por una amplia gama de herbívoros silvestres, por ejemplo, hormigas (Moreno-Marcos *et al.*, 1992), aves (Hoshovsky, 1986), mamíferos (Malo y Suárez, 1995) y ganado (Osoro *et al.*, 2000) pueden explicar su amplia dispersión y abundancia en los tres ambientes. Además, aunque los arbustos de *Cytisus scoparius* tienen una aceptable palatabilidad y calidad nutritiva, su contenido en alcaloides, aunque no muy elevado, producen desórdenes digestivos al ganado equino (Ammar *et al.*, 2004) y son rechazados, al igual que por el ganado vacuno (Osoro *et al.*, 2000). De hecho, Parson y Cuthbertson (1992) señalan que las semillas y las ramas maduras de *Cytisus scoparius* no son palatables para los ungulados pudiendo llegar a ser incluso tóxicas. De este modo, la presencia de estas sustancias en sus tejidos estaría contribuyendo a la permanencia de esta especie en la mina de El Sestil.

5.2. Efecto sobre la diversidad y sus componentes

En nuestro estudio se observa que, a nivel de inventario, la componente riqueza (S_q) aumenta ligeramente, y de forma significativa, hacia los espacios abiertos, mientras que la componente equitatividad (E_q) muestra la tendencia opuesta, también significativa. Por ello, la diversidad de Shannon (H'_q), que considera ambas componentes en su cálculo (Magurran, 1989), se mantiene constante e independiente

de la distancia y la orientación. La menor equitatividad detectada fuera de la cubierta del arbusto se debe principalmente a la mayor abundancia de tres especies que claramente dominan fuera (*Trifolium repens*, *Vulpia bromoides* y *Phleum pratense*). Por tanto, aunque H'_{α} se mantenga constante, es a costa de especies distintas y/o cambios en sus abundancias relativas, como muestran las importantes diferencias en composición florísticas descritas en el apartado anterior.

Por el contrario, López-Pintor (2003) encuentra un efecto significativo de la distancia a plantas aisladas de *Retama sphaerocarpa* sobre H'_{α} , debido tanto a un incremento significativo de S_{α} como de E_{α} bajo el arbusto. También Quiroz (2003) observa que, en los Andes chilenos, la especie arbustiva *Azorella monantha* tiene un efecto positivo sobre la riqueza de especies por su capacidad para mitigar el efecto de disminución de la temperatura a mayor altitud. Sin embargo, *A. monantha* intensifica de manera desproporcionada la abundancia de algunas especies (e.g., *Cerastium arvense*), alterando los equilibrios entre especies y ocasionando un efecto de dominancia que disminuye la diversidad en el interior de los cojines que forma.

Por su parte, Tárrega y Luis (1988-89) y Luis *et al.* (1987), al analizar, respectivamente, la influencia de la sabina (*Juniperus thurifera*) y del roble melojo (*Quercus pyrenaica*) sobre la comunidad herbácea, encuentran un incremento de H'_{α} hacia los espacios fuera de la influencia del árbol. En ambos estudios ambas componentes de la diversidad contribuyen a explicar la tendencia creciente de la diversidad, aunque puede apreciarse en algunos casos el mayor peso de la equitatividad. Los autores explican que es la escasa equitatividad, consecuencia del efecto de dominancia por parte de alguna especie, la que suele determinar diversidades bajas en los primeros inventarios (bajo el árbol). Al aumentar la distancia al árbol, la ventaja competitiva de estas especies desaparece, permitiendo la instalación o el aumento en el valor de importancia de las demás. El consiguiente incremento de riqueza y uniformidad se traduce en aumento de diversidad.

Por su parte, González-Bernáldez *et al.* (1975), en encinares adehesados, encuentran un incremento de H'_{α} al alejarse del árbol, pero seguido de una posterior disminución, de modo que la mayor diversidad específica corresponde a la zona intermedia y no a los espacios abiertos. Esto es debido a que en dicha zona intermedia se dan las mejores condiciones, ya que cerca del árbol la falta de luz es limitante y en la parte más alejada el microclima es más desfavorable. También, Puerto *et al.* (1989) encuentran una diversidad de Shannon menor bajo la influencia del arbolado que en

los espacios abiertos, pero encuentran la mayor diversidad en el borde, aunque con desviaciones respecto a la tendencia central en algunas parcelas de estudio.

Estos resultados tan diversos sugieren que el efecto de los arbustos sobre la diversidad inventario en función de la distancia es un tema controvertido, muy condicionado, entre otras cosas, por las características y tamaño de la especie arbustiva considerada. En nuestro estudio, la cubierta de *Cytisus scoparius* no parece tener un efecto negativo sobre la equitatividad, por lo que no propicia situaciones de dominancia que reducirían la diversidad en los inventarios más próximos al arbusto. Por el contrario, su presencia es necesaria para el establecimiento de determinadas especies adaptadas a las condiciones reinantes bajo su cubierta que, aunque su número es algo menor que el de especies típicas de los espacios abiertos, también contribuyen a incrementar la diversidad global del sistema, como se explica a continuación.

Por su parte, la diversidad acumulada (H'_{acum}), al ir incorporando, para cada orientación, los inventarios contiguos de las 7 distancias, aumenta como cabría esperar al aumentar la superficie inventariada (Magurran, 1989). El incremento de H'_{acum} sigue el mismo patrón en las cuatro orientaciones, aunque el mayor incremento se observa en los primeros inventarios, sobre todo en la orientación sur, igual que encuentran otros autores (Díaz *et al.*, 1991; Tárrega y Luis, 1988-89). Además, en dirección sur la estabilización de la diversidad se produce antes de la incorporación de los inventarios situados fuera de la copa. Por el contrario, hacia el norte, al final del transecto se siguen observando aumentos de diversidad. Esto pone de manifiesto un leve efecto de la orientación ($p=0,082$), siendo más acusado en dirección norte, donde a 0.7 m de la proyección de la cubierta del arbusto, las herbáceas aún se encuentran aún bajo su influencia. Por tanto, el efecto del arbusto en esta dirección se prolonga en una mayor distancia y el estrato herbáceo está formado por especies adaptadas a la presencia del arbusto. Alonso (1978) también encuentra una mayor intensidad del efecto de *Quercus ilex* sobre la comunidad herbácea en dirección norte. Sin embargo, hacia el sur, la composición florística manifiesta su mayor cambio en los inventarios iniciales, ya que en ellos se produce la transición de las especies adaptadas a las condiciones bajo la cubierta del arbusto, a las especies propias de espacios abiertos, no observándose apenas variación en los inventarios finales.

La tendencia descrita para la diversidad acumulada (H'_{acum}) se explica en mayor medida por la contribución de la componente riqueza (S_{acum}), ya que la equitatividad acumulada (E_{acum}) apenas varía con la distancia ($p=0,076$) y la orientación ($p=0,055$).

La diversidad gamma (H'_{γ^0}) y sus componentes, calculadas al agrupar los inventarios contiguos de las siete distancias para cada orientación, no difieren entre orientaciones, como tampoco la diversidad beta (H'_{β^0}) o diversidad diferencial, lo que indica que la heterogeneidad espacial generada por las plantas aisladas de *C. scoparius*, desde el dosel hacia los espacios abiertos, es similar en las cuatro orientaciones principales. De nuevo, la explicación podría estar en el tamaño del arbusto (Alday *et al.*, 2014) que no es suficiente para provocar un efecto significativo diferencial sobre la composición del pasto en función de la orientación. También la elevada heterogeneidad edáfica, propia de los “suelos mineros” (López-Marcos *et al.*, 2020), podría estar contribuyendo a la diversidad beta independientemente de la orientación.

Sin embargo, agrupando los inventarios de cuatro orientaciones para cada distancia, la diversidad β (H'_{β^0}) disminuye desde el centro del arbusto hacia las áreas abiertas (**Figura 18**), lo que indica que los arbustos ejercen, en la zona bajo su cubierta, un efecto diferente en cada una de las cuatro orientaciones principales y, por ello, contribuyen significativamente a incrementar la heterogeneidad espacial bajo su área de influencia respecto a los espacios abiertos. Por tanto, los arbustos nodriza de *C. scoparius* tienen un papel clave en la conservación de la biodiversidad de los pastizales posmineros del norte de España al promover la diversidad β bajo su dosel.

La heterogeneidad espacial en la distribución de nutrientes, agua e insolación determinada de forma directa e indirecta por los arbustos se traduce en un mosaico de especies herbáceas que a menudo resulta en una alta diversidad beta (McNaughton, 1983; Belsky, 1990; Vetaas, 1992; Belsky y Canham, 1994), como también sucede en nuestra área de estudio.

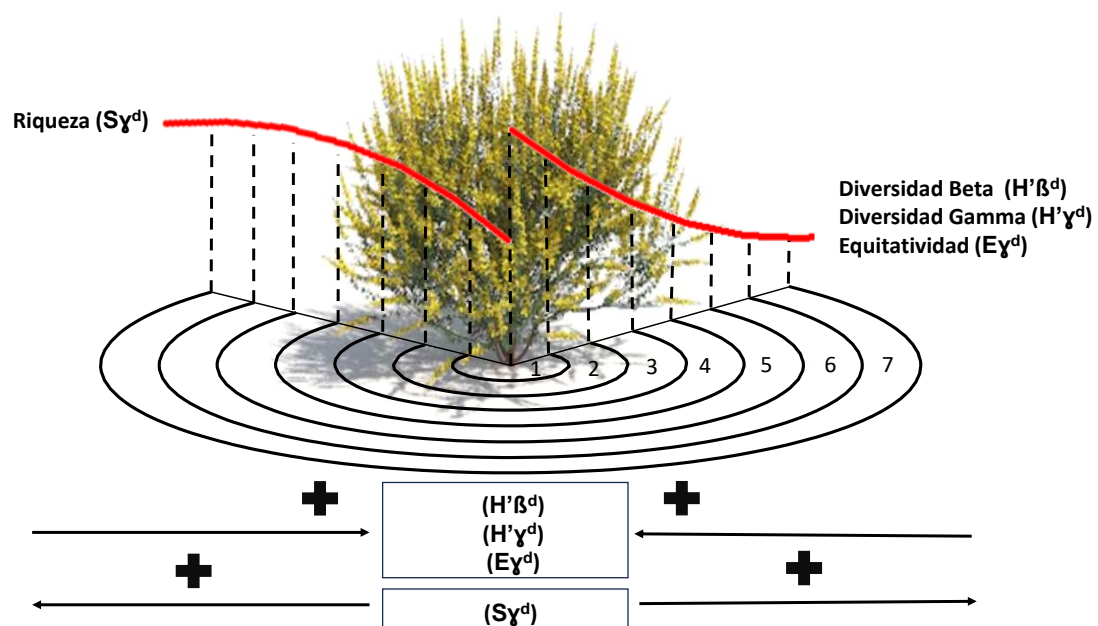


Figura 18. Esquema representativo del comportamiento de la diversidad beta, diversidad gamma, equitatividad y riqueza de la comunidad de herbáceas por el efecto de plantas individuales de *Cytisus scoparius* siguiendo los modelos ajustados.

6. CONCLUSIONES

1.- Plantas aisladas de *Cytisus scoparius* inducen diferencias significativas en la composición florística de los pastizales posmineros del noroeste de Palencia. La segregación espacial de las herbáceas responde al gradiente de distancia al arbusto, pero no difiere en función de la orientación.

2.- La heterogeneidad ambiental que generan los arbustos en el seno de la matriz de pasto, junto a la mayor actividad potencial de los herbívoros en los espacios abiertos, determinan la segregación espacial de las herbáceas a lo largo del gradiente de distancia al arbusto. De modo que se ven favorecidos distintos grupos funcionales: mayor abundancia de especies que toleran los impactos asociados a la herbivoría en los espacios abiertos (por ejemplo, *Bellis perennis*, *Lolium rigidum*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis* y *Trifolium repens*), o de especies que toleran mal condiciones de alta evapotranspiración (por ejemplo, *Geranium rotundifolium*, *Vicia sativa* o *Geranium molle*), bajo la cubierta del arbusto. También se observa un reemplazo de algunos grupos taxonómicos a lo largo del gradiente de distancia al arbusto, con predominio de especies de las familias *Geraniaceae* y *Asteraceae* bajo el arbusto y de la familia *Fabaceae* en los espacios abiertos.

3.- La diversidad de Shannon a nivel inventario no difiere con la distancia ni con la orientación, debido a que las dos componentes de la diversidad, riqueza y equitatividad, siguen tendencias opuestas (la primera aumenta y la segunda disminuye, ligeramente, hacia los espacios abiertos) que se neutralizan.

4.- La diversidad acumulada (al ir agregando los inventarios contiguos para cada orientación) aumenta con la distancia al arbusto, siendo la componente riqueza la que contribuye en mayor medida a dicha tendencia, y sin que existan grandes diferencias entre orientaciones, aunque hacia el sur, el incremento de diversidad y riqueza es más marcado entre los inventarios situados bajo el arbusto y el en norte el efecto del arbusto permanece en una mayor extensión.

5.- La diversidad beta o heterogeneidad espacial determinada por el gradiente de distancia al arbusto es similar en las cuatro orientaciones. Mientras que los arbustos contribuyen significativamente a incrementar la heterogeneidad espacial bajo su área de influencia respecto a los espacios abiertos, por su efecto diferencial bajo su cubierta según la orientación.

6.- Como conclusión general de este trabajo se puede afirmar que los arbustos de *Cytisus scoparius* tienen un papel clave en la conservación de la biodiversidad de los pastizales posminería en la Montaña Palentina, generando una mayor heterogeneidad espacial tanto bajo su cubierta como a escalas espaciales mayores, como revelan las diferencias en composición florística a lo largo del gradiente de distancia al arbusto y la mayor diversidad beta bajo su área de influencia.

Financiación:

Esta investigación se ha llevado a cabo en el marco del Proyecto de Generación de Conocimiento MICIN 2022, RESTORMINE (PID2022-140127OB-I00), financiado por MCIN/AEI/10.13039/501100011033/FEDER, UE.



Y del contrato del Programa INVESTIGO SEPE 2023 (CP23/178) concedido a Miguel Manso Arribas, financiado por la Unión Europea-NextGenerationEU.



Referencias Bibliográficas

- Aguiar, M.R. & Sala, O.E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14(7): 273-277.
- Aguiar, M.R. & Sala, O.E. (1994). Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Aizpuru, I., Aseginolaza, C., Uribe-Echebarría, P.M., Urrutia, P. & Zorrakin, I. (2000). Claves ilustradas de la flora del País Vasco y territorios limítrofes. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz.
- Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle, pp. 267-281. En: Brillinger D, Gani J, Hartigan J (eds) Second international symposium on information theory. Akademiai Kiado, Budapest (Hungary).
- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. (2010). The importance of topography and climate on short-term revegetation of coal wastes in Spain. *Ecological Engineering* 36: 579-585.
- Alday, J.G., Santana, V.M., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. (2014). Shrub-induced understory vegetation changes in reclaimed mine sites. *Ecological Engineering* 73:691-698.
- Alday, J.G., Zaldivar, P., Torroba-Balmori, P., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. (2016). Natural forest expansion on reclaimed coal mines in Northern Spain: the role of native shrubs as suitable microsites. *Environmental Science and Pollution Research* 23: 13606-13616.
- Alonso, H., Puerto, A. & Cuadrado, S. (1979). Efectos del arbolado sobre el suelo en diversas comunidades de pastizal. *Anuario del Centro de Edafología y Biología Aplicada del CSIC* V: 263-277.
- Alonso, H., Puerto, A. & Gómez, J.M. (1981). Variaciones de la intensidad de influencia del arbolado en la composición de comunidades de pastizal. *Pastos* 11: 34-46.
- Alonso, H. (1978). Efectos de la encina (*Quercus rotundifolia* Lam.) sobre la vegetación en diversas comunidades de pastizal. Memoria de Licenciatura. Universidad de Salamanca.
- Ammar, H., López, S., González, J.S. & Ranilla, M.J. (2004). Seasonal variations in the chemical composition and in vitro digestibility of some Spanish leguminous shrub species. *Animal Feed Science Technology* 115: 327-340.
- Badano, E.I. & Cavieres, L.A. (2006). Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity?. *Journal OF Biogeography* 33(2): 304-313
- Belsky, A.J. (1990). Tree/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. *Journal of Biogeography* 17: 483-489.
- Belsky, A.J. & Canham, C.D. (1994). Gaps, patches, and isolated trees: a comparison of the patch dynamics of forest gaps and savanna trees. *BioScience* 44: 77-84.
- Bertness, M. & Callaway, R.M. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bertness, M. & Yeh, S.M. (1994). Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. *Ecology* 75(8): 2416-2429.
- Bonier, G. & Laynes, G. (1997). Claves para la determinación de plantas vasculares. Omega S.A., Barcelona.
- Brooker, R.W. & Callaghan, T.V. (1998) On the balance between positive and negative plant interaction and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81:196-207.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Jägerbrand, A. & Thomas, A.D. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.

- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119–125.
- Callaway, R.M. (1994). Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology* 75(3): 681-686.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M. & Mahall, B.E. (1991). Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72: 1484–1499.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997). Competition and Facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965.
- Casper, B.B. (1996). Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: effects of density, associations with shrubs, and plant size. *Oecologia* 106: 144–152.
- Castroviejo, S., Laínz, M., López-González, G., Montserrat, P., Muñoz-Garmendia, F., Paiva, J., & Villar, L. (1986). Flora ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Real Jardín Botánico–C.S.I.C., Madrid.
- Cavieres, L.A., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Cook, B.J., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Schöb, C., Xiao, S., Anthelme, F., Björk, R.G., Dickinson, K.J.M., Cranston, B.H., Gavilán, R., Gutiérrez-Girón, A., Kanka, R., Maalouf, J., Mark, A.F., Noroozi, J., Parajuli, R., Phoenix, G.K., Reid, A.M., Ridenour, W.M., Rixen, C., Wipf, S., Zhao, L., Escudero, A., Zaitchik, B.F., Lingua, E., Aschehoug, E.T. & Callaway, R.M. (2014). Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters* 17(2): 193-202.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82(12): 3295–3308.
- Costa, A., Villa, P., Alonso, J.A., García-Rodríguez, F.J., Martínez-Ruiz, C. & Fernández-Santos, B. (2017). Can native shrubs facilitate the early establishment of contrasting co-occurring oaks in Mediterranean grazed areas?. *Journal of Vegetation Science* 28: 1047-1056.
- De Miguel, J.M., Rodríguez, M.A. & Gómez-Sal, A. (1997). Determination of animal behavior-environment relationships by Correspondance Analysis. *Journal of Range Management* 50: 85–93.
- Devesa, J.A. (1991). Las gramíneas de Extremadura. Monografías Botánicas. Universidad de Extremadura.
- Díaz-Hernández, R., Vicente Villardón, J.L., Martínez-Ruiz, C. & Fernández-Santos, B. (2021). The effects of native shrub, fencing, and acorn size on the emergence of contrasting co-occurring oaks in Mediterranean grazed areas. *Forests* 12(3): 307.
- Díez, C. De Luis, T. & Tárrega, R. (1991). Espectros de heterogeneidad en la comunidad herbácea por influencia del arbolado de roble (*Quercus pyrenaica*) en la provincia de León. *Stvdia Œcologica* VIII: 47–55.
- Domínguez, M.T., Pérez-Ramos, I.M., Murillo, J.M. & Marañón, T. (2015). Facilitating the afforestation of Mediterranean polluted soils by nurse shrubs. *Journal of Environmental Management* 161: 276–286.
- Echavarría, M. (2008). Efectos de *Cytisus multiflorus* (L'Hér) Sweet sobre las comunidades herbáceas, ante diferentes niveles de estrés hídrico en la penillanura salmantina. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca.
- Emberger, L. (1955). Une classification biogéographique des climats. *Recueil, travaux de laboratoire géolo-zoologique* (Faculté des sciences. Service botanique, Montpellier) 7: 3–43.
- Emberger, L. (1971). *Travaux de botanique et d'écologie*. Masson, Paris.

- Escudero, A., García, B., Gómez, J.M. & Luis, E. (1985). The nutrient cycling in *Quercus rotundifolia* and *Quercus pyrenaica* ecosystems ("dehesas") of Spain. *Acta Oecologica* 6: 73–86.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E. & Schlichter, T.M. (2007). Balance of competitive and facilitative effects of exotic trees on a Patagonian grass. *Plant Ecology* 188: 67–76.
- Fernández-García, F. (1995). Manual de climatología aplicada. Clima, Medio Ambiente y Planificación. Colección: Espacios y Sociedades. Serie Mayor, nº 2. Síntesis, Madrid.
- Fernández-Santos, B., Gómez, J. M., Grande, G. & Tárrega, R. (1996). Efectos del matorral sobre las herbáceas, en la comarca de Sanabria, pp. 107–112. En: Actas XXXVI R.C. SEEP. SEEP, Logroño.
- Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. (1999). Los matorrales: Formaciones de gran interés ecológico y para la economía humana, pp. 213–228. En: Cervantes E (ed) Cuestiones de Biología: aportaciones riojanas. IER, Logroño.
- Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E. (1997). Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a *Juniperus-Quercus* savanna. *Journal of Vegetation Science* 8: 819–828.
- Gámez-Montes, J. (2007) Montes emblemáticos de Castilla y León, pp. 725–748. En: Gil Sánchez L, Torre Antón M (eds.) Atlas Forestal de Castilla y León. Junta de Castilla y León, Consejería de Medio Ambiente, Valladolid.
- García, M. (2001). Atlas clasificatorio de la flora de España peninsular y balear, pp. 760–797. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Mundi-Prensa, Madrid.
- García, M. (1981-1983). Claves de la flora de España (Península y Baleares). Mundiprensa, Madrid.
- García-Ibáñez, E. (2001). Efecto sobre el suelo de la hojarasca de arbustos en la Sierra de Guadarrama. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- García-Ramos, J.C., Vargas Alonso, I., Manjón Rubio, M., Colmenero Navarro, J.R., Crespo Zamorano, A. & Matas González, J. (1978). Cistierna [mapa geológico]. IGME, Madrid. Instituto Geológico y Minero. Mapa Geológico de España, MAGNA, hoja 130. Escala 1:50.000. Proyección y Cuadrícula UTM. Elipsoide in Escala 1:50.000 International. Huso 30.
- García-Moya, E. & Mckell., C.M. (1970). Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81–88.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J. & Hódar, J.A. (2008). Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19: 161–172.
- Gómez-Sal, A., Rodríguez, M.A. & De Miguel, J.M. (1992). Matter transfer and land use by cattle in a dehesa ecosystem of Central Spain. *Vegetatio* 99: 345–354.
- Gómez-Sal, A., Rey-Benayas, J.M., López-Pintor, A. & Rebollo, S. (1999). Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 365–370.
- González-Bernáldez, F., Morey, M. & Velasco, F. (1969). Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo Forest (Madrid). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 67: 265–284.
- González-Bernáldez, F., Morey, M. & Velasco, F. (1975). Efectos de la encina sobre el pasto. Excma. Diputación Provincial de Badajoz.
- González-Alday, J., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C., (2008). The influence of aspect on the early growth dynamics of hydroseeded species in coal reclamation area. *Alied Vegetation Science* 11: 405–412.

- Grace, J.B. & Tilman, D., eds. (1990). Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, California.
- Greenlee, J.T. & Callaway, R.M. (1996). Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *The American Naturalist* 148(2): 386-396.
- Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Contreras, L.C., Vásquez, H. & Jaksic, F.M. (1993). Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347–352.
- Herrera Herbert, J. & Pla Ortiz de Urbina, F. (2006). Métodos de Minería a Cielo Abierto. Universidad Politécnica de Madrid. Departamento de Explotación de Recursos Minerales y Obras Subterráneas, Madrid.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966–1975.
- Holzappel, C., & Mahall, B.E. (1999). Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 1747–1761.
- Hoshovsky, M. (1986). Element stewardship abstract for *Cytisus scoparius* and *Genista monspessulana*. En: Scotch Broom, French Broom. The Nature Conservancy, Arlington, VA, USA.
- Huisman, J., Olff, H. & Fresco, L.F.M. (1993). A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science* 4: 37–46.
- IGME (1975). Inventario Nacional de balsas y escombreras mineras (León y Palencia). Ministerio de Industrias. Dirección general de industrias de la construcción. IGME, Madrid.
- Jansen, F. & Oksanen, J. (2013). How to model species responses along ecological gradients – Huisman-Olff-Fresco models revisited. *Journal of Vegetation Science* 24: 1108–1117.
- Joffre, R. (1990). Functional ecology of dehesa ecosystems. International workshop on *Quercus ilex* L. Ecosystems: Function, Dynamics and Management. Montpellier-Barcelona.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:101–108.
- Junta de Castilla y León. (1988). Análisis del medio físico de Palencia. Delimitación de unidades y estructura territorial. EPYPSA, Valladolid.
- López-Marcos, D., Turrión, M.B. & Martínez-Ruiz, C. (2020). Linking soil variability with plant community composition along a mine-slope topographic gradient: implications for restoration. *Ambio* 49: 337–349.
- López-Pintor, A. (2003). Heterogeneidad espacial en pastizales mediterráneos inducida por especies leñosas: el caso de los retamares del centro de la Península, pp. 400-412. En: España ante los compromisos del protocolo de Kyoto. Sistemas Naturales y Cambio Climático. AEET, Barcelona.
- López-Pintor, A., Espigares, T. & Rey-Benayas, J.M. (2003). Spatial segregation of plant species caused by *Retama sphaerocarpa* influence in a Mediterranean pasture: a perspective from the soil seed bank. *Plant Ecology* 167:107-1016.
- López-Pintor, A., Gómez-Sal, A. & Rey-Benayas, J.M. (2006). Shrubs as a source of spatial heterogeneity – the case of *Retama sphaerocarpa* in Mediterranean pastures of central Spain. *Acta Oecologica* 29(3): 247–255.
- Luis, E., Díez, C. & Tárrega, R. (1987): Estudio comparativo de especies herbáceas en bosques de roble y sus claros. *Pastos* 17(1-2): 310-319.
- Maestre, F.T.; Bautista, S.; Cortina, J.; Bladé, C.; Bellot, J. & Vallejo, V.R. (2003). Bases ecológicas para la restauración de los espartales semiáridos degradados. *Ecosistemas* 1: 56-65.

- Maestre, F.T. & Cortina, J. (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society, Biology letters*. Supplement B 271: 331-333.
- Magurran, A.E. (1989). *Diversidad Ecológica y su Medición*. Ediciones Vedral, Barcelona.
- Malo, J.E. (2004). Potential ballistic dispersal of *Cytisus scoparius* (Fabaceae) seeds. *Australian Journal of Botany* 52: 653–658.
- Malo, J.E. & Suárez, F. (1995). Herbivorous mammals as seed disperser in Mediterranean dehesa. *The American Naturalist* 123: 338–353.
- MAPA. (1991). Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación. Caracterización Agroclimática de la Provincia de Palencia. MAPA, Madrid.
- Marañón, T. & Bartolomé, J.W. (1993). Reciprocal transplants of herbaceous communities between *Quercus agrifolia* woodland and adjacent grassland *Journal of Ecology* 81: 673-682.
- Margalef, R. (1972). Homage to E. Hutchison, or why is there an upper limit to diversity. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 44: 21-235
- Martínez-Ruiz, C., Zaldivar, P., Fernández-Santos, B., López-Marcos, D. & Alday, J.G. (2021a). Los arbustos nodriza en la restauración forestal de minas de carbón del noroeste de Palencia. Caso práctico IV, pp. 317–336 (Tomo 2). En: Pemán García J, Navarro Cerrillo RM, María Aránzazu Prada Sáez MA, Serrada Hierro R (Coord.) Bases técnicas y ecológicas del proyecto de repoblación forestal. MITECO, Madrid.
- Martínez-Ruiz, C., Milder, A.I., López-Marcos, D., Zaldivar, P. & Fernández-Santos, B. (2021b). Effect of the forest-mine boundary form on woody colonization and forest expansion in degraded ecosystems. *Forests* 12(6): 773.
- Martone, E., (1927). *Traité de géographie physique. I. Notions générales, Hydrographie*, A. Colin, Paris.
- McNaughton, S.J. (1983). Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53: 291–320.
- Michalet, R., Xiao, S., Touzard, B., Smith, D.S., Cavieres, L.A., Callaway, R.M., & Whitham, T.G. (2011). Phenotypic variation in nurse traits and community feedbacks define an alpine community. *Ecology Letters* 14: 433–443.
- Mihoč, M.A.K., Giménez-Benavides, L. Pescador, D.S., Sánchez, A.M., Cavieres, L.A. & Escudero, A. (2016). Soil under nurse plants is always better than outside: a survey on soil amelioration by a complete guild of nurse plants across a long environmental gradient. *Plant and Soil*. 408: 31-41.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. (2013). Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insights for forest expansion. *Land Degradation and Development*, 24(1): 39–46.
- Moreno-Marcos, G., Gómez-Gutiérrez, J.M. & Fernández-Santos, B.B. (1992). Primary dispersal of *Cytisus multiflorus* seeds. *Pirineos* 140: 75–88.
- Moro, M.J., Puignaire, F.I., Haase, P. & Puigefábregas, J. (1997a). Effects of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425–431.
- Moro, M.J., Puignaire, F.I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. (1997b). Mechanisms of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography* 20: 175–184.
- Muller, C.H. (1953). The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* 40: 53–60.

- Muñoz-Cerro, E., García-Duro, J., Martínez-Ruiz, C. & López-Marcos, D. (2023). Soil amelioration induced by nurse shrubs in coal mines reclaimed to pastures and their synergistic effects with grazing. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 350.
- Narganes-Quijano, F (2010). *Mineros y minas. Historia del carbón de antracita en la Montaña Palentina*. Ediciones Aruz, Palencia.
- Navarro-Cano, J.A., Verdú, M. & Goberna, M. (2018). Trait-based selection of nurse plants to restore ecosystem functions in mine tailing. *Journal of Applied Ecology*.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2020). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Osem, Y., Peevolotsky, A. & Kigel, J. (2007). Interactive effects of grazing and shrubs on the annual plant community in semi-arid Mediterranean shrublands. *Journal of Vegetation Science* 18: 869–878.
- Osoro, K., Celaya, R., Martínez, A. & Zorita, E. (2000). Pastoreo de las comunidades vegetales de montaña por rumiantes domésticos: Producción animal y dinámica vegetal. *Pastos* 30: 3–50.
- Pallavicini, Y., Alday, J.G. & Martínez-Ruiz, C (2015). Factors affecting herbaceous richness and biomass accumulation patterns of reclaimed coal mines. *Land Degradation and Development* 26(3): 211–217.
- Parsons W.T. & Cuthbertson E.G. (1992). *Noxious weeds of Australia*. Inkata Press, Melbourne.
- Pielou, E.C. (1969). *An introduction to Mathematical Ecology*. J. Wiley, New York.
- Pieper, R.D. (1990). Overstory-understory relations in pinyon-juniper woodlands in New Mexico. *Journal of Range Management* 43: 413–415.
- Pinheiro, J.C. & Bates D.M (2000). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, New York.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M. & R Core Team (2023). *Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-162. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Prieto, I., Padilla, F.M., Armas, C. & Pugnaire, F.I. (2011). The role of hydraulic lift on seedling establishment under a nurse plant species in a semi-arid environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 13 (3): 181–187.
- Puerto, A., Alonso, H. & Gómez, J. M. (1980). Efecto del arbolado sobre los estratos inferiores de vegetación en distintas comunidades de pastizal. *Anales de Edafología y Agrobiología* 34: 1321-1330.
- Puerto, A., García, J.A., Matías, M.D. Saldaña, A. & Pérez, C. (1989). Organización del espacio inducida por el arbolado. Regularidades estructurales. *Options Méditerranéennes, Série Séminaires* 3: 35-39.
- Pugnaire, F.I. (2001). Variability of inorganic nutrient concentration in leaves. *New Phytologist*. 150: 506-507.
- Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefabregas, J. (1996a). Facilitation between higher plant species in a semiarid Environment. *Ecology* 77(5): 1420–1426.
- Pugnaire, F.I., Haase, P., Puigdefabregas, J., Cueto, M., Clark, S.C. & Incoll, L.D. (1996b). Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in South-East Spain. *Oikos* 76(3): 455–464.
- Pugnaire, F.I. & Lázaro, R. (2000). Seed bank and understory species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* 86: 807–813.
- Quiroz, L.C. (2003). Cambios en la estructura florística de una comunidad alto-andina en respuesta a la presencia del cojín *Azorella monantha*. *Ecosistemas* 12(3).

- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Richards, S.A. (2005). Testing ecological theory using the information-theoretic approach: Examples and cautionary results. *Ecology* 86(10): 2805-2814.
- Rico, M. & Puerto, A. (1990). Distribución especial de leguminosas en relación con el arbolado. *Orsis* 5: 77–84.
- Rico, M. & Puerto, A. (1988-1989). Estructura básica generada por el arbolado en pastos semiáridos (ecosistemas de dehesa). *Pastos* 18-19 (1-2): 13-28.
- Rivas-Martínez, S. (1987). Memoria del mapa de series de vegetación de España. I.C.O.N.A. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Madrid
- Sánchez-Hellín, D. (2021). Efectos de matorral sobre algunas propiedades fisicoquímicas de sustratos mineros con uso ganadero. Trabajo Fin de Máster de Ingeniería de Montes. Universidad de Valladolid.
- Scifres, C.J., Hamilton, W.T., Koerth, B.H., Flinn, R.C. & Crane, R.A. (1988). Bionomics of patterned herbicide application for wildlife habitat enhancement. *Journal of Range Management* 41: 317–321.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949). The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana.
- Sigcha, F., Pallavicini, Y., Camino, M.J. & Martínez-Ruiz, C. (2018). Effects of short-term grazing exclusion on vegetation and soil in early succession of a Subhumid Mediterranean reclaimed coal mine. *Plant and Soil* 426(1): 197–209.
- Soil Survey Staff (2014). Keys to soil taxonomy. United States Dep. Agric. Washington, DC, USA.
- Tárrega, R. & Luis, E. (1988-1989). Influencia de la sabina (*Juniperus thurifera*) sobre el estrato herbáceo en función de la orientación. *Anales de Biología* 15(4): 179–189.
- Tewksbury, J.J. & Lloyd, J.D. (2001). Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425–434.
- Tielbörger, K. & Kadmon, R. (2000). Indirect effects in a desert plant community: is competition among annuals more intense under shrub canopies? *Plant Ecology* 150: 53-63.
- Torroba-Balmori, P., Zaldívar, P., Alday, J.G., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. (2015). Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. *Ecological Engineering*, 77: 146-153.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (1980). Flora Europea. Cambridge University Press.
- Vetaas, O.R. (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337–344.
- Voisin, A. (1962). Dinámica de los pastos. TECNOS, Madrid.
- Went, F.W. (1942). The dependence of certain annual plants on shrubs in southern California deserts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 69: 100-114.
- Zaldívar, P. (2015). Papel de los matorrales en el establecimiento de quercíneas en antiguas minas de carbón. Tesis doctoral. Universidad de Valladolid.

ANEXO A: Clasificaciones e índices climáticos.

Tabla A1. Criterios del régimen de heladas según Emberger (1971).

Helada segura (Hs)	Temperatura media mensual de mínimas $\leq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$
Helada probable (Hp)	Temperatura mínima absoluta mensual $\leq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$
Ausencia de heladas (d)	Temperatura media mensual de mínimas $> 0\text{ }^{\circ}\text{C}$

Tabla A2. Ecuaciones y clasificación de los índices fitoclimáticos empleados.

<p>ÍNDICE DE ARIDEZ DE MARTONE (1927): $P/(T+10)$, siendo P = precipitación anual y T = temperatura media anual. También se puede aplicar a los meses más cálidos, en cuyo caso se toma la precipitación y temperaturas medias de dichos meses en la siguiente expresión: $12 \times p / (t+10)$.</p>	<p>< 5 = desértico $5-10$ = estepario $10-20$ = adecuado para pastos $20-40$ = apto para vegetación arbórea > 40 = óptimo para vegetación arbórea</p>																												
<p>ÍNDICE DE TERMICIDAD (It): Este índice se centra sobre todo en la época fría como limitante para las plantas, considerando la temperatura media anual, la media de las mínimas del mes más frío y la media de las máximas del mes más frío: $It = (T + \overline{tmf} + TMf) \times 10$</p>	<p>Para la región mediterránea se distinguen los siguientes pisos y subpisos bioclimáticos:</p> <table border="0"> <tr><td>CRIOROMEDITERRÁNEO Superior</td><td>< -70</td></tr> <tr><td>CRIOROMEDITERRÁNEO Inferior</td><td>$-70 - -30$</td></tr> <tr><td>OROMEDITERRÁNEO Superior</td><td>$-29 - 0$</td></tr> <tr><td>OROMEDITERRÁNEO Inferior</td><td>$-1 - 60$</td></tr> <tr><td>SUPRAMEDITERRÁNEO Superior</td><td>$61 - 110$</td></tr> <tr><td>SUPRAMEDITERRÁNEO Medio</td><td>$111 - 160$</td></tr> <tr><td>SUPRAMEDITERRÁNEO Inferior</td><td>$161 - 210$</td></tr> <tr><td>MESOMEDITERRÁNEO Superior</td><td>$211 - 260$</td></tr> <tr><td>MESOMEDITERRÁNEO Medio</td><td>$261 - 300$</td></tr> <tr><td>MESOMEDITERRÁNEO Inferior</td><td>$301 - 350$</td></tr> <tr><td>TERMOMEDITERRÁNEO Superior</td><td>$351 - 410$</td></tr> <tr><td>TERMOMEDITERRÁNEO Inferior</td><td>$411 - 470$</td></tr> <tr><td>INFRAMEDITERRÁNEO Superior</td><td>(* No en PI)</td></tr> <tr><td>INFRAMEDITERRÁNEO Inferior</td><td>(* No en PI)</td></tr> </table> <p>Dentro de cada piso o subpiso se distinguen, además, unidades ombroclimáticas:</p> <p>Árida: $P < 200\text{mm}$ Semiárida: $P = 200-350\text{ mm}$ Seca: $P = 350-600\text{ mm}$ Subhúmeda: $P = 600-1000\text{ mm}$ Húmeda: $P = 1000-1600\text{ mm}$ Hiperhúmeda: $P > 1600\text{ mm}$</p>	CRIOROMEDITERRÁNEO Superior	< -70	CRIOROMEDITERRÁNEO Inferior	$-70 - -30$	OROMEDITERRÁNEO Superior	$-29 - 0$	OROMEDITERRÁNEO Inferior	$-1 - 60$	SUPRAMEDITERRÁNEO Superior	$61 - 110$	SUPRAMEDITERRÁNEO Medio	$111 - 160$	SUPRAMEDITERRÁNEO Inferior	$161 - 210$	MESOMEDITERRÁNEO Superior	$211 - 260$	MESOMEDITERRÁNEO Medio	$261 - 300$	MESOMEDITERRÁNEO Inferior	$301 - 350$	TERMOMEDITERRÁNEO Superior	$351 - 410$	TERMOMEDITERRÁNEO Inferior	$411 - 470$	INFRAMEDITERRÁNEO Superior	(* No en PI)	INFRAMEDITERRÁNEO Inferior	(* No en PI)
CRIOROMEDITERRÁNEO Superior	< -70																												
CRIOROMEDITERRÁNEO Inferior	$-70 - -30$																												
OROMEDITERRÁNEO Superior	$-29 - 0$																												
OROMEDITERRÁNEO Inferior	$-1 - 60$																												
SUPRAMEDITERRÁNEO Superior	$61 - 110$																												
SUPRAMEDITERRÁNEO Medio	$111 - 160$																												
SUPRAMEDITERRÁNEO Inferior	$161 - 210$																												
MESOMEDITERRÁNEO Superior	$211 - 260$																												
MESOMEDITERRÁNEO Medio	$261 - 300$																												
MESOMEDITERRÁNEO Inferior	$301 - 350$																												
TERMOMEDITERRÁNEO Superior	$351 - 410$																												
TERMOMEDITERRÁNEO Inferior	$411 - 470$																												
INFRAMEDITERRÁNEO Superior	(* No en PI)																												
INFRAMEDITERRÁNEO Inferior	(* No en PI)																												
<p>COEFICIENTE PLUVIOMÉTRICO DE EMBERGER (Q₂):</p>	<p>Ver Figura A1 que enfrenta Q₂ con la temperatura media mensual de mínimas del mes más frío.</p>																												
$Q_2 = (2000 \times P) / ((T_{Mc} + \overline{tmf} + 546,4) \times (T_{Mc} - \overline{tmf}))$																													

* PI= península ibérica

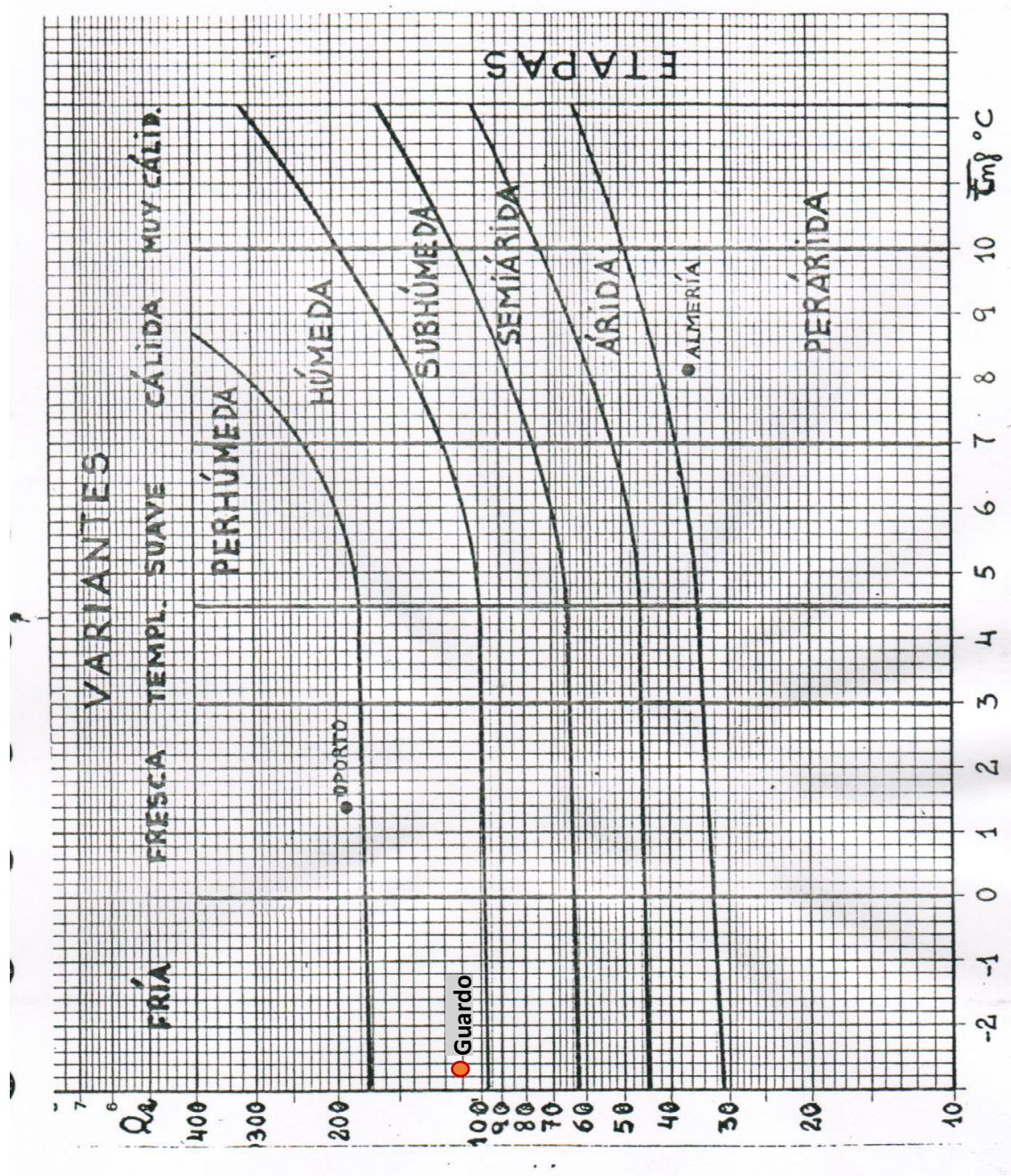


Figura A1: Clasificación climática de Emberger para clima Mediterráneo. Q_2 : coeficiente pluviométrico de Emberger; t_{mf} : temperatura media mensual de mínimas del mes más frío.

ANEXO B: Catálogo de especies y atributos

Tabla B1. Catálogo de especies y atributos.

Especie	Código	Familia	Ciclo de vida	Modelo de HOF
<i>Ammi majus</i> L.	Amma	Apiaceae	A-B ⁵	
<i>Andryala intergrifolia</i> L.	Anin	Asteraceae	A-B-P	
<i>Anthemis arvensis</i> L.	Anar	Asteraceae	A-B ⁶	V
<i>Aphanes cornucopioides</i> Lag., Elench. Pl.	Apco	Rosaceae	A	IV
<i>Aphanes microcarpa</i> (Boiss. & Reut.) Rothm.	Apmi	Rosaceae	A	I
<i>Bellis perennis</i> L.	Bepe	Asteraceae	P	IV
<i>Capsella bursapastoris</i> (L.) Medik., Pfl.-Gatt.	Cabu	Brassicaceae	A-B	
<i>Carlina corymbosa</i> L.	Caco	Asteraceae	P ⁶	II ▲
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Cegl	Caryophyllaceae	A	V
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	Cyso	Fabaceae	L ^{1,3,6}	IV
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. in Aiton	Erci	Geraniaceae	A ^{5,6}	
<i>Festuca rubra</i> L.	Feru	Poaceae	p ^{1,2}	V
<i>Filago pyramidata</i> L.	Fipy	Asteraceae	A	I
<i>Galium aparine</i> L.	Gaap	Rubiaceae	A ⁵	II ▲
<i>Galium parisiense</i> L.	Gapa	Rubiaceae	A ⁵	IV
<i>Geranium molle</i> L.	Gemo	Geraniaceae	A ^{5,6}	V
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	Gero	Geraniaceae	A ^{4,5}	IV
<i>Herniaria glabra</i> L.	Hegl	Caryophyllaceae	P-A ⁴	V
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Hipi	Asteraceae	P	IV
<i>Holcus lanatus</i> L.	Hola	Poaceae	p ^{1,2}	
<i>Holcus mollis</i> L.	Homo	Poaceae	p ⁵	
<i>Holcus setigulumis</i> Boiss & Reut.	Hose	Poaceae	A ⁵	II ▲
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	Hyra	Asteraceae	p ^{7,4}	IV
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	Laam	Lamiaceae	A ^{4,5}	
<i>Leontodon taraxacoides</i> (Vill.) Mérat.	Leta	Asteraceae	P ¹	IV
<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	Lori	Poaceae	A ^{4,5}	II ➤
<i>Medicago sativa</i> L.	Mesa	Fabaceae	P ⁴	II ▲
<i>Myosotis discolor</i> Pers.	Mydi	Boraginaceae	A ⁴	
<i>Petrorhagia nanteuilii</i> (Burnat) P.W. Ball & Heywood	Pena	Caryophyllaceae	A ⁴	I
<i>Phleum pratense</i> L.	Phpr	Poaceae	P ⁴	V
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plla	Poaceae	p ^{4,7}	V
<i>Poa pratensis</i> L.	Popa	Poaceae	p ^{4,5,7}	II ➤
<i>Rumex acetosella</i> L.	Ruac	Polygonaceae	P ⁴	II ▲
<i>Scleranthus annuus</i> L.	Scan	Caryophyllaceae	A-B ⁷	IV
<i>Senecio gallicus</i> Chaix	Sega	Asteraceae	A ⁷	II ▲

<i>Senecio jacobaea</i> L.	Seja	Asteraceae	B-P ⁷	II ↗
<i>Sherardia arvensis</i> L.	Shar	Rubiaceae	A ⁷	
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Sool	Asteraceae	P ⁴	II ↘
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. & K. Presl.	Spru	Caryophyllaceae	A ⁴	IV
<i>Trifolium dubium</i> Sibth.	Trdu	Fabaceae	A ⁴	III ↗
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	Trgl	Fabaceae	A ⁴	II ↗
<i>Trifolium repens</i> L.	Trre	Fabaceae	P ⁴	V
<i>Trifolium striatum</i> L.	Trstria	Fabaceae	A ⁴	IV
<i>Trifolium strictum</i> L.	Trst	Fabaceae	A ⁴	IV
<i>Veronica arvensis</i> L.	Vear	Plantaginaceae	A ^{4,5}	II ↘
<i>Vicia sativa</i> L.	Visa	Fabaceae	A ⁴	II ↘
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) C.C. Gmelin	Vubr	Poaceae	A ⁴	IV

Abreviaturas: Ciclo de vida: A: Anual; B: BIANUAL; P: Perenne; L: Leñosa.

Modelo de HOF: Indican el modelo obtenido, los espacios en blanco son especies sin modelizar y la flecha en los modelos II y III representa si la tendencia es creciente (↗) o decreciente (↘).

Referencias: ¹Tutin *et al.* (1980); ²García (2001); ³Catroviejo *et al.* (1986); ⁴Aizpuru *et al.* (2000); ⁵Devesa (1991); ⁶García (1981-1983); ⁷Bonier y Laynes (1997).

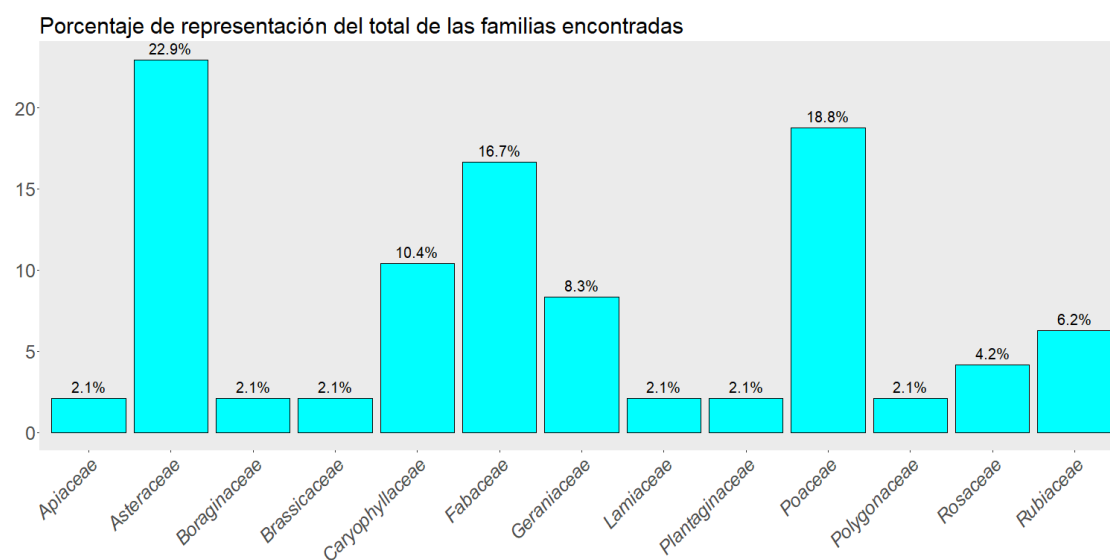


Figura B2. Porcentaje de especies representativas de las familias encontradas en los muestreos.