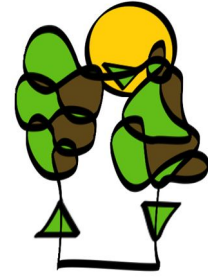




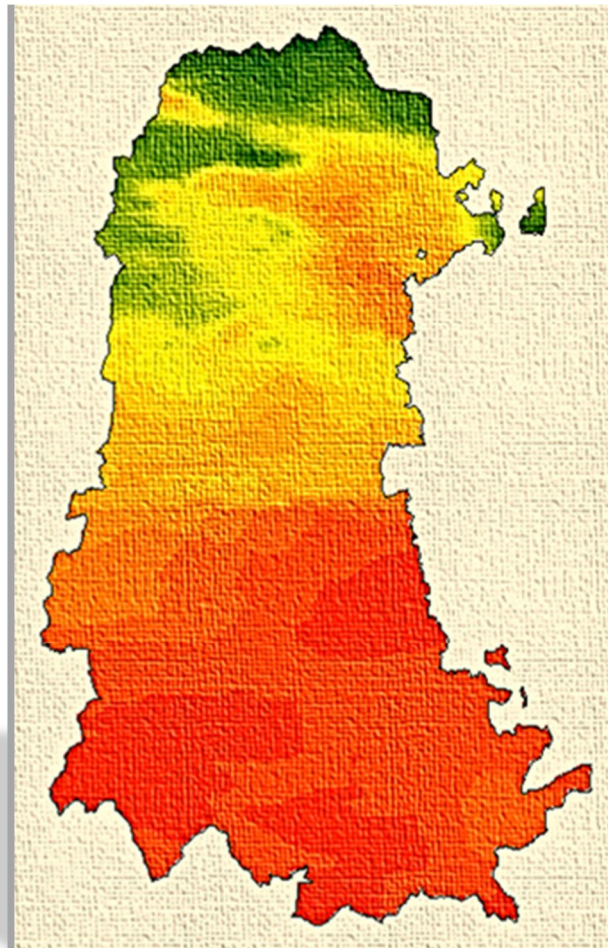
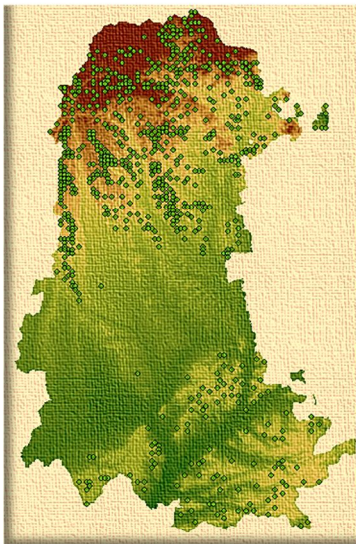
TESIS DOCTORAL



**Universidad de Valladolid**

**Instituto Universitario de Investigación  
en Gestión Forestal Sostenible**

Factores ambientales claves en la composición de las  
masas forestales de la provincia de Palencia:



Una aproximación a partir de datos del Tercer  
Inventario Nacional Forestal

**Adriana Ema Olthoff**

Palencia 2015





---

# **Universidad de Valladolid**

ESCUELA TECNICA SUPERIOR DE INGENIERIAS AGRARIAS

INSTITUTO UNIVERSITARIO DE INVESTIGACION EN  
GESTION FORESTAL SOSTENIBLE

TESIS DOCTORAL:

Factores ambientales claves en la composición de las  
masas forestales de la provincia de Palencia: Una  
aproximación a partir de datos del Tercer Inventario  
Nacional Forestal

Presentada por Adriana Ema Olthoff para  
optar al grado de Doctora por la  
Universidad de Valladolid

Dirigida por:  
Dra. Carolina Martínez Ruiz  
Dr. Josu González Alday

Palencia, 2015



A Cristóbal Daniel

A mis padres

A mis hermanos

A la familia toda



## AGRADECIMIENTOS

---

En primer lugar, quiero expresar mi más sincero agradecimiento a mis directores de tesis, porque me han guiado por estos caminos de la investigación enriqueciendo mi formación exponencialmente, pero principalmente porque me han llevado a redimensionar el significado del trabajo en equipo, el interés y valor de la investigación hecha con ganas, esfuerzo y responsabilidad. Gracias Carolina y Josu por la confianza, por la comprensión y paciencia, por ese arduo trabajo sin en el cual esta tesis aún no habría visto la luz.

A la Dra. Cristina Gómez y al Dr. David Green, del Departamento de Geografía y Medio Ambiente de la Escuela de Geociencias en la Universidad de Aberdeen (Reino Unido) por la oportunidad de la estancia pre-doctoral en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica. Gracias por las ideas y sugerencias que se han visto plasmadas en uno de los capítulos de esta tesis.

Cuando te mudas a otro país, a otro continente, el establecerse lleva su tiempo y no suele ser tan simple encontrar un lugar que puedas vivir como “Tu Hogar” durante varios años; no es algo tan trivial. A menos que tengas amigos que con su generosidad y gran confianza abran las puertas de su casa. Gracias infinitas Marivel y Pablo por allanar nuestro camino y dejarnos su cálido y bello hogar para que viviésemos en el, nos hemos sentido como en nuestra casa.

Al llegar a Palencia me sorprendió su carácter apacible, sus muchas áreas verdes, la tranquilidad y seguridad de caminar sus calles a cualquier hora. Su gente de a poco nos fue integrando, al punto que he hecho un doctorado paralelo sobre Encuentros y la Vida misma. Gracias familia/amigos del T.O.V., de E.M. y de la comunidad de San Telmo porque nos abrieron sus corazones dando color y sabor a estos años. Hablando de sabores, gracias también al “club de botilleros” por invitarnos en varias oportunidades a degustar tan típico plato regional y conocer un poco más de esta bella tierra castellano-leonesa.

Esta ha sido una tierra de Encuentros, por eso agradezco especialmente las bendiciones que han sido los momentos en que por este Camino me han acompañado Virginia, losody, Amparo, Silvana, Lucielle, Eleana y Gina, compartiendo sueños similares. Gracias por los momentos de alegría y optimismo, por las charlas en inglés con mates, café, o comidas Argen-Mex. Gracias por esta amistad que hemos forjado, estoy segura lograremos mantenerla a través del tiempo y la distancia. También mi agradecimiento a los compañeros de este doctorado y a los profesores, por la paciencia en aquellos cursos cuando inicié estos andares por los mundos forestales.

Por último, pero no por ello menos importante, gracias a quienes son base y apoyo incondicional, a la FAMILIA en Argentina y en México, porque comprendieron aunque sé que con un dejo de nostalgia cuando “nos perdimos de estar” en nacimientos, bautismos, primeras comuniones, confirmaciones y bodas. Pero sobre todo porque en los momentos en que algunos partieron de este mundo, también compartieron nuestro pesar en la distancia. Y, un especial agradecimiento a mi esposo, mi mayor soporte y contención, gracias Cristóbal por el Amor con que cada día seguimos construyendo juntos nuestro camino, aprendiendo y avanzando en él.





## INDICE

---

<b>Resumen</b>	1
<b>Abstract</b>	2
<b>Capítulo 1. Introducción General</b>	
Factores ambientales y composición de masas forestales	5
Un poco de historia: Inventarios forestales como bases de datos	10
Inventarios forestales en España	11
El IFN en Castilla y León	15
Área de Estudio	17
Fuente de datos	20
Objetivos	23
Estructura de la memoria	24
Referencias	29
Anexo 1.1	33
<b>Capítulo 2. Distribution patterns of forest species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from forest inventory data</b>	
Resumen	45
Abstract	46
Introduction	46
Material and methods	49
Results	54
Discussion	58
Conclusions	62
References	63
Supplementary data	66

<b>Capítulo 3. Niche characterization of shrubs species along an Atlantic-Mediterranean gradient</b>	
Resumen	69
Abstract	70
Introduction	70
Material and methods	72
Results	75
Discussion	81
Conclusions	85
References	86
Supplementary data	89
<b>Capítulo 4. Mapping forest vegetation patterns in an Atlantic-Mediterranean transitional area by integrating ordination and geostatistics techniques</b>	
Resumen	93
Abstract	94
Introduction	94
Material y methods	97
Results and discussion	101
Management implications	106
References	107
<b>Capítulo 5. Síntesis General</b>	113
<b>Capítulo 6. Conclusiones Generales</b>	123

## Resumen

La presente Tesis Doctoral tiene como objetivo general describir los patrones de distribución y las propiedades del nicho efectivo de las principales especies forestales (árboles y arbustos), a lo largo de dos gradientes ambientales complejos, identificados en un área de transición entre las regiones biogeográficas Atlántica y Mediterránea en el norte de España. Para ello se han utilizado datos de 772 parcelas de la provincia de Palencia muestreadas durante el Tercer Inventario Nacional Forestal (IFN3; 1997-2007). Se pretende, además, identificar la contribución relativa de la variación espacial y ambiental en los patrones de cambio de la composición de las comunidades forestales, y construir un mapa que describa de un modo gráfico la distribución de las comunidades forestales a lo largo del principal gradiente ambiental identificado. Los resultados muestran que las variables ambientales espacialmente estructuradas y las variables espaciales a pequeña escala explican en mayor medida la distribución de las comunidades forestales en comparación con las variables espaciales a gran escala, lo que sugiere que la partición del nicho es el principal proceso que influye en la abundancia de las especies forestales a lo largo del gradiente estudiado. Sin embargo, sobre el gradiente estudiado se observan cambios en la composición florística (recambio de comunidades) principalmente por las diferencias topográficas-climáticas norte-sur (primera coenoclima), aunque la pendiente (inclinación del terreno) se relaciona también con la ubicación particular de algunas comunidades forestales. Puesto que tanto árboles como arbustos responden a los mismos gradientes ambientales complejos (topográfico-climático norte-sur y gradiente de pendiente), ha sido posible relacionar las especies de árboles dominantes en los bosques con sus especies arbustivas acompañantes, a lo largo de las principales coenoclinas identificadas. Las curvas de respuesta unimodales dominan, entre las especies de árboles y arbustos, a lo largo de los gradientes estudiados, con óptimos para distintas especies en diferentes puntos, proporcionando evidencia de cierta tasa de recambio de especies. Los nichos de las especies con características más similares se localizan más próximos entre ellos, y las especies forestales que ocupan ambientes con fuerte contraste o ambientes transicionales tienen nichos más amplios, mientras que las especies que ocupan hábitats localizados mostraron nichos más estrechos. Finalmente, se enfatiza la necesidad de solventar en futuros inventarios forestales españoles las limitaciones en la identificación taxonómica de las especies arbustivas. La metodología utilizada proporciona una evaluación objetiva de la forma de respuestas de las especies a lo largo de gradientes ecológicos complejos, así como de los factores espaciales y ambientales implicados en sus patrones de distribución, empleando bases de datos derivadas de los inventarios forestales nacionales. El análisis conjunto de coenoclinas, obtenidas mediante métodos de ordenación, y técnicas geoestadísticas como el *ordinary kriging* para describir y mapear la variación espacial de las masas forestales, se han demostrado como una metodología adecuada para representar la variabilidad espacial de las comunidades vegetales sobre mapas. A su vez, el uso de diferentes mapas describiendo vegetación y variaciones en variables ambientales (p.e. temperatura, precipitación, pendiente) son una herramienta efectiva para la gestión y planificación del territorio. Se espera que el conocimiento derivado de esta Tesis Doctoral, en particular en relación con la descripción de los principales factores que determinan los gradientes ambientales a lo largo de la provincia de Palencia y la distribución de especies forestales y sus características de nicho, mejore nuestra capacidad para plantear potenciales objetivos de conservación y gestión o detectar amenazas en un contexto de cambio en los usos del suelo y previsiones de cambio climático.

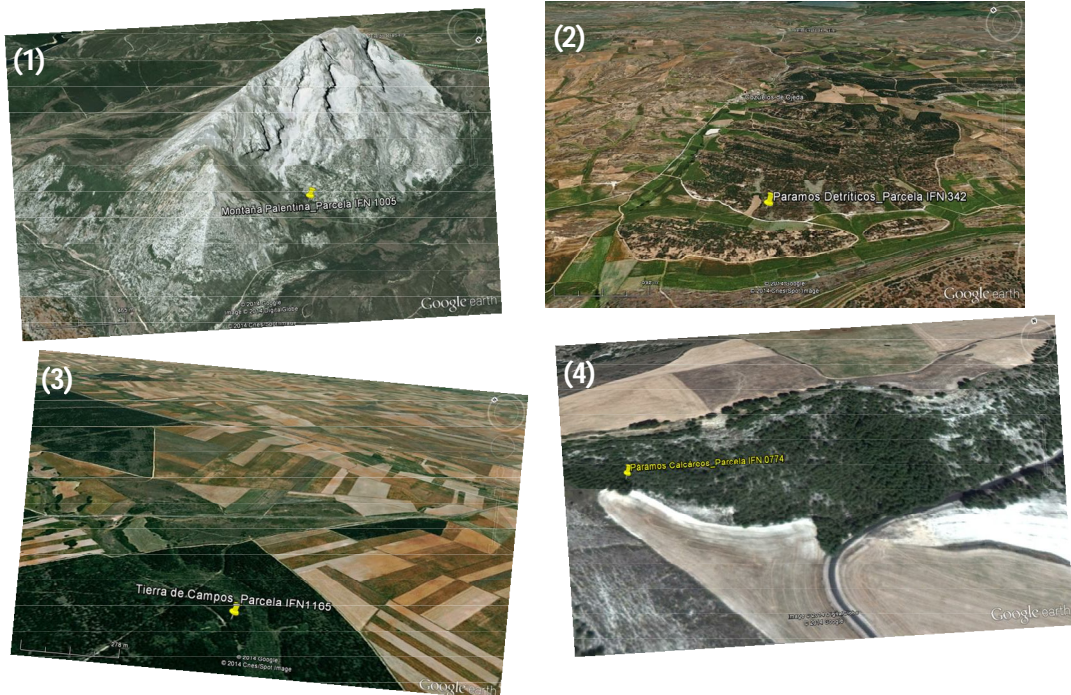
**Palabras clave:** amplitud de nicho; coenoclinas; datos del inventario forestal; distribución de especies; geoestadística; mapas de interpolación de vegetación forestal; mapas de variables ambientales; modelos HOF; procesos espaciales; topografía, clima, factores edáficos.

## Abstract

The aim of this PhD Thesis is to describe the distribution patterns and niche characteristics of main forest species (trees and shrubs) along two complex environmental gradients, identified in a transitional area between the Atlantic and Mediterranean biogeographic regions in northern Spain. Here, data from 772 plots of the Palencia province sampled during the third Spanish National Forest Inventory were used (3SNFI; 1997-2007). Simultaneously, we would like to identify the relative contribution of spatial and environmental variation to the species compositional patterns, and generate a map describing forest communities' distribution along the main coenocline. Our results showed that spatially structured environmental and fine-scale spatial variables explained more forest compositional distribution than broad-scale spatial variables, suggesting that niche partitioning is the main process influencing forest species abundances along this gradient. However, vegetation compositional changes were mainly determined by the north-south topographic-climatic differences (primary coenocline), although steepness was also related to the particular location of some plant communities. Since shrubs and trees respond to the same complex environmental gradients (the topographic-climatic and the slope gradients), it has been possible to relate tree dominant species in the forests with their understory shrub species along the main coenocline identified. Unimodal response curves dominate, among tree and shrub species, along the gradients with species optima at different points, providing evidence of a sufficient amount of compositional turnover. Niche location of trait related tree species is closely located, and species occupying environments with sharp contrast or transitional environments have broadest niches, whereas those species occupying localized habitats showed narrowest niches. Finally, the requirement of solving the limitations on the taxonomic identification for shrub species in future Spanish forest surveys is emphasized. The methodology used provides an objective assessment of the shape of species responses along complex ecological gradients, as well as the spatial and environmental factors implicated in their distribution patterns using datasets from national forest inventories. The combined analysis of ordination coenoclines with ordinary kriging (geostatistics tool) for describing and mapping the spatial variation of forest species assemblages have been demonstrated as a suitable methodology to represent spatial variability of plant communities on maps. Moreover, the use of different maps describing vegetation changes and variation in environmental variables (e.g. temperature, precipitation, steepness) are a suitable tool for management and planning of the territory. It is expected that the knowledge derived from this PhD Thesis, in particular in relation with the description of main factors determining the environmental gradients along the Palencia province and the forest species distributions and niche characteristics, will improve our ability to discuss potential conservation management goals or threats due to land uses changes and future climate change.

**Keywords:** coenoclines; forest inventory data; geostatistics; HOF modeling; interpolation maps of forest vegetation; maps of environmental variables; niche width; spatial processes, topography, climate and edaphic factors; species distribution.

## Introducción General



Parcelas del 3<sup>er</sup> Inventario Forestal Nacional en las cuatro unidades geomorfológicas de la provincia de Palencia: (1) Montaña, (2) páramos detríticos, (3) tierra de campos y (4) páramos calcáreos.



# Introducción General

## Factores ambientales y composición de masas forestales

Las diferencias en composición florística existentes sobre un territorio son el resultado de la dinámica de la vegetación a lo largo del tiempo bajo la influencia de factores ambientales (bióticos y abióticos) y antrópicos (Bacaro *et al.* 2008). Es bien sabido, que la variación espacial de factores ambientales como la temperatura, la precipitación o la humedad del suelo, entre otros, determinan en gran medida la composición y dinámica de las comunidades forestales (Rees *et al.* 1996; Damgaard 1998; Grime 2002; Rees *et al.* 2001; Austin 2002; Lawesson & Oksanen 2002; Oksanen & Minchin 2002; Damgaard 2003; Turnbull *et al.* 2004; Damgaard 2006; González *et al.* 2009; Dorman *et al.* 2013, Dubuis *et al.* 2013; Fischer *et al.* 2014, Murphy *et al.* 2015). No obstante, los procesos y relaciones que determinan la composición de las comunidades de plantas son muy numerosos, como también son diversas las estrategias de investigación planteadas con la intención de explicar los patrones de distribución de la vegetación observados.

Bases de datos como las derivadas de los inventarios forestales nacionales, que por ejemplo en España se realizan aproximadamente cada 10 años (el último se realizó entre 1997 y 2007, y el cuarto está todavía en proceso), proporcionan datos cuantitativos de la abundancia de las especies forestales en numerosas parcelas de campo a través de todo el país. Esta información es esencial para entender la dinámica de los rodales y su capacidad productiva, y para gestionar su uso dentro de los límites de la sostenibilidad (Debeljak *et al.* 2014). Asimismo, los inventarios forestales proporcionan datos de ciertas variables ambientales, que unidos a los datos de abundancia de las especies de plantas pueden usarse, por ejemplo, para modelizar los patrones de abundancia de las principales especies forestales en respuesta a factores ambientales a lo largo de gradientes. Este tipo de estudios se conoce como *análisis de gradientes* (Whittaker 1967) y en ellos es importante tener en cuenta los conceptos de patrones y escalas. Estos dos conceptos están relacionados, ya que la descripción de patrones implica la descripción de la variación en la abundancia y composición de las especies forestales; y a su vez la cuantificación de los cambios de la composición de especies requiere de la definición de la escala de estudio (Levin 1992).

Es sabido que la escala de observación condiciona inevitablemente la descripción y explicación de cualquier fenómeno natural, y determina los límites de resolución espacial y temporal de una investigación (López de Casenave *et al.* 2007; Siefert *et al.* 2012). Por ejemplo, factores tales como la disponibilidad de luz, agua y nutrientes minerales, y la temperatura y humedad óptimas influyen en la producción fotosintética (Grime 1989), y aunque la fotosíntesis no es diferente a distintas escalas, en un marco global lo más importante a considerar son temperatura y humedad, mientras que a escala local han de tenerse en cuenta también el tipo de suelo, la orientación y la litología (López de Casenave *et al.* 2007), entre otros factores.

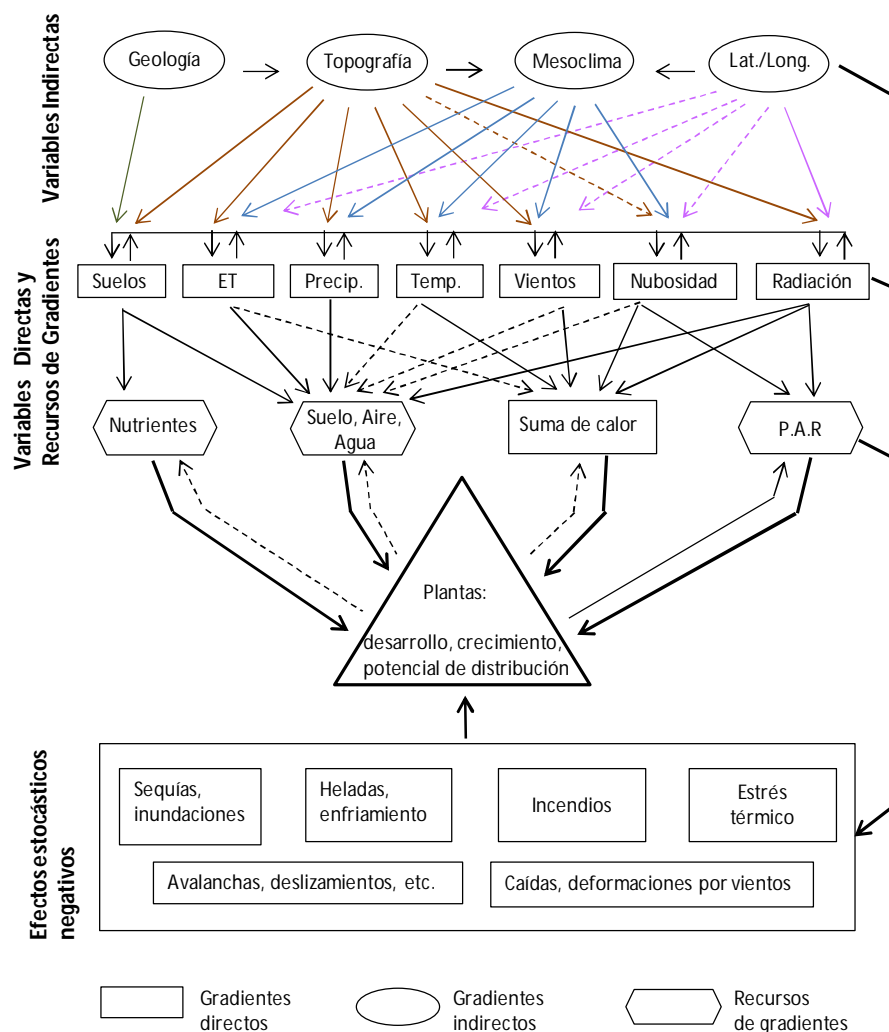
El enfoque de la investigación presentada en esta memoria de Tesis Doctoral se basa en la asunción de que la composición de las masas forestales cambia gradualmente en el espacio, es decir, presenta un continuo como estructura vegetal, con variaciones en áreas específicas y en términos de gradientes de factores ambientales (Whittaker 1967). Dentro de los tramos de estos gradientes pueden existir diferencias sutiles en la composición de especies que, a su vez, pueden estar asociadas a diferencias en algunas condiciones abióticas, tales como humedad del suelo, disponibilidad de luz, temperatura, etc. (Perelman *et al.* 2005). En los diferentes tramos del gradiente, los parámetros abióticos inciden conjuntamente en el desarrollo y distribución de la vegetación, pero no todos influyen con la misma intensidad, y esos valores de intensidad (por defecto o por exceso) pueden resultar limitantes para determinadas especies, definiéndose así su intervalo de tolerancia respecto a sus condiciones de desarrollo (Serrada 2008), su óptimo ecológico y su nicho efectivo. Una herramienta para abordar estudios que describan los cambios en la composición de especies a lo largo de gradientes ambientales la constituyen las técnicas de ordenación (Økland 1990). Gracias a ellas es posible ordenar parcelas forestales en términos de similitud florística, pudiéndose considerar los ejes de ordenación como gradientes ambientales estandarizados, abstractos y complejos o coenoclinas (Lawesson & Oksanen 2002).

Un gradiente de comunidades o coenoclina a lo largo de un gradiente ambiental complejo puede interpretarse de manera directa o indirecta. El análisis indirecto de gradiente, por ejemplo de tipo DCA (Detrended Correspondence Analysis; desarrollado por Hill & Gauch 1980), detecta gradientes intrínsecos en la composición de especies (Wagner 2003), permitiendo describir la forma en que éstas se distribuyen según sus respuestas individuales a los cambios en el ambiente. Además, el DCA parte de la hipótesis de que *a priori* existe una correlación entre determinados factores ambientales y la vegetación a lo largo de un gradiente ambiental, y construye variables teóricas que



explican el mayor porcentaje de la varianza de datos sin la necesidad de usar variables ambientales individuales. No obstante, las composiciones de las comunidades de plantas deben ser correlacionadas posteriormente con datos ambientales mediante técnicas estadísticas para su posterior interpretación.

Es importante señalar que entre los factores abióticos pueden distinguirse, según Guisan & Zimmermann (2012), por un lado los que tienen una importancia directa en el funcionamiento fisiológico de las plantas vasculares (elementos climáticos) y, por otro los que influyen de manera indirecta (pendiente, orientación, altitud, topografía) si bien generalmente lo hacen a través de los factores climáticos. Estos autores proponen un modelo conceptual para explicar la interacción de los recursos y los gradientes ambientales directos e indirectos, y su influencia en el crecimiento, el rendimiento y la distribución geográfica de las plantas vasculares, y lo sintetizan en la Fig. 1.1.



**Fig.1.1.** Modelo de relaciones entre plantas vasculares y factores ambientales. Traducido de Guisan & Zimmermann (2012). Mesoclima: abarca las modificaciones locales que sufren los climas, se refiere por tanto al "clima local". Lat./Long=Latitud/Longitud. ET= evapotranspiración. P.A.R=Photosynthetically Active Radiation.

En los últimos años, para explicar y modelizar las respuestas individuales de las especies de plantas y poder, así, describir sus nichos efectivos a lo largo de gradientes ambientales, varios trabajos han analizado el uso de modelos de respuesta Gausiana (Austin 2007; Kleyer *et al.* 2012; Jamil & ter Braack 2013) tales como: Generalized Additive Models (GAM), Generalized linear model (GLM), Funciones Beta o Generalized linear mixed model (GLMM). Otros trabajos han aplicado los modelos de regresión logística jerárquica, como los propuestos por Huisman *et al.* (1993) y conocidos como los modelos HOF (Huisman-Olff-Fresco). Éstos últimos han sido comparados y evaluados (Lawesson & Oksanen 2002; Oksanen & Minchin 2002; Jansen & Oksanen 2013) frente a los GAM, GLM, GLMM y Beta, probándose que los modelos HOF resultan ser más eficaces y fiables, al mostrar un conjunto de curvas de respuestas clasificadas por su creciente complejidad a través de cinco modelos (Fig. 1.2): Modelo I, no existe cambio en la abundancia de las especies a lo largo del gradiente; Modelo II, tendencia creciente o decreciente; Modelo III, tendencia creciente o decreciente por debajo de la respuesta máxima alcanzable; Modelo IV, curva de respuesta unimodal simétrica; Modelo V, curva de respuesta unimodal asimétrica.

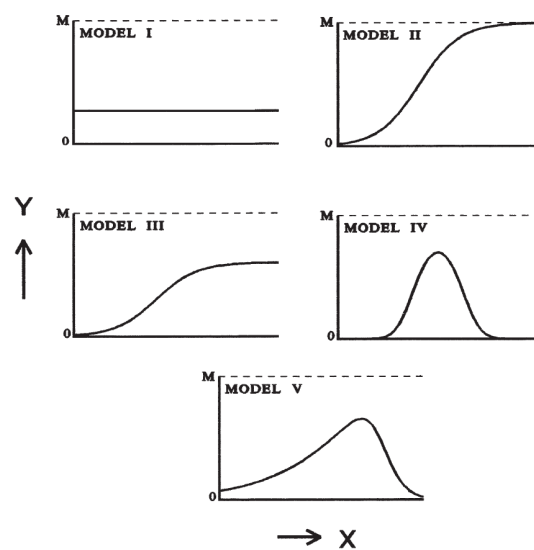


Fig. 1.2. Los cinco modelos de respuesta propuestos por Huisman *et al.* (1993).

Estas curvas de respuesta son ecológicamente interpretables, y proporcionan información sobre la amplitud de nicho y el óptimo ecológico para cada especie modelizada, datos que sirven a *posteriori* para numerosas aplicaciones ecológicas y forestales (Lawesson & Oksanen 2002; Oksanen & Minchin 2002; Jansen & Oksanen 2013). Asimismo, la selección del modelo HOF de respuesta más adecuada para cada especie se basa en el Criterio de Información de Akaike, AIC por sus siglas en inglés

(Akaike 1973), que considera que menores valores de AIC indican los mejores modelos, es decir los más parsimoniosos (Burnham & Anderson 2002; Johnson & Omland 2004).

El análisis combinado de técnicas de ordenación tipo DCA (para ordenar gradientes de comunidades de plantas o coenoclinas a lo largo de gradientes ambientales complejos, definidos por los ejes del DCA), con los modelos HOF (para analizar el patrón de respuesta de las especies individuales a lo largo de los gradientes ambientales identificados) ha visto incrementado su uso en las últimas décadas (ver por ejemplo: Lawesson & Oksanen 2002; Oksanen & Minchin 2002; Chytrý *et al.* 2008; Ugurlu & Oldeland 2012; Jansen & Oksanen 2013). No obstante, la mayoría del conocimiento actual, sobre los patrones de distribución de las especies de plantas, derivado de este tipo de aproximaciones metodológicas resulta de estudiar las asociaciones especie-habitat a pequeña escala, escala local (Oksanen & Minchin 2002; Rydgren *et al.* 2003; Damgaard 2006; Milder *et al.* 2013). Esta aproximación metodológica (análisis combinado de técnicas de ordenación y modelos HOF) rara vez se ha aplicado a gradientes ambientales más amplios y heterogéneos, que incluyan variación climática y geológica a escala regional (Lawesson & Oksanen 2002; Corney *et al.* 2004; Hrivnak *et al.* 2014).

Finalmente, debido al hecho de que los ejes del DCA se interpretan como coenoclinas, y a que los patrones espaciales como distribución no aleatoria de plantas u otros organismos en el espacio implican un cierto valor de predictibilidad (Dale 2000), es posible predecir valores del DCA en zonas no muestreadas a partir de técnicas de interpolación geoestadísticas conociendo las coordenadas geográficas de una serie de muestras. Si bien no existe un método estándar para múltiples datos categóricos, como lo son los datos de las comunidades vegetales (Wagner 2003), los métodos kriging son bastante usados porque aseguran que las predicciones o estimaciones son imparciales y tienen varianza mínima (Cressie 1993). Lo que diferencia el kriging de otras técnicas de interpolación (como el inverso de la distancia o las técnicas de triangulación) radica en el conocimiento del comportamiento de la variable en el espacio, y en que evita muestras redundantes porque pondera de diferente manera las muestras que están muy cerca entre sí y proceden de un mismo área (Gallardo & Maestre 2008). Las técnicas geoestadísticas proporcionan un modo alternativo de analizar y modelizar correlaciones múltiples a diferentes escalas de variación (Maestre *et al.* 2005; Nanos *et al.* 2005). Debido al creciente reconocimiento de la importancia del espacio en Ecología y la disponibilidad de sistemas de GPS, se dispone cada vez de más bases de datos referenciados espacialmente que son sometidos a análisis espacial (Wagner 2003). Esta realidad está permitiendo que cada vez con más frecuencia los ecólogos exploren las

posibilidades de la geoestadística para identificar y describir los patrones de distribución espacial de la vegetación (p.e. Robertson 1987; Legendre & Fortin 1989; Rossi *et al.* 1992; Koenig 1999; Wagner 2003; Maestre *et al.* 2005; Nanos *et al.* 2005; Park & Lee 2014), aunque todavía se hayan realizado pocos avances en la elaboración de mapas de vegetación a partir de los patrones detectados.

La descripción de los principales factores abióticos que determinan los gradientes ambientales en la distribución de las especies de árboles y arbustos, así como de las características del lugar contribuirá a mejorar la capacidad de discutir nuevas metas de gestión para la conservación de especies forestales, o incluso potenciales amenazas debido a cambios de usos del suelo, frente a los actuales escenarios de cambio climático (ver capítulos 2 y 3 de la Tesis). Por su parte, los análisis geoestadísticos permitirán la elaboración de mapas de vegetación a lo largo de gradientes ambientales complejos de gran ayuda para comprender mejor la ecología y dinámica de las masas forestales y en especial su potencial respuesta a cambios ambientales o de gestión forestal (ver capítulo 4 de la Tesis).

### **Un poco de historia: Inventarios forestales como bases de datos**

A escala mundial, los inventarios forestales datan de finales de la Edad Media, sin embargo su existencia como procedimiento sistematizado para determinar la existencia del volumen maderable de los bosques se da a partir del siglo XVIII en Centroeuropa (Wabo 2003); en aquellos siglos los inventarios no consideraban otros beneficios o usos del bosque (Holmgren & Persson 2002). Con el paso del tiempo, y ante el requerimiento de mayor información sobre otros aspectos del bosque, su finalidad se ha ampliado hasta el punto que hoy en día puede definirse como: *el proyecto encaminado a obtener el máximo de información posible sobre la situación, régimen de propiedad y protección, naturaleza y estado legal, probable evolución y capacidad productora de todo tipo de bienes de los montes de un país* (MAGRAMA 2014 b). Esta definición al ser tan amplia abarca muchas clases de inventarios, por ejemplo: de gestión (completos o por muestreo), nacionales y regionales, entre otros (Rondeaux 1999).

### *Inventarios forestales en España*

Los Inventarios Forestales Nacionales (IFN) están articulados en el tiempo con una periodicidad al menos decena l (art. 28 de la vigente Ley de Montes). Liderados por el Ministerio de Medio Ambiente y realizados en coordinación con las Comunidades Autónomas (CCAA) aportan información útil para la planificación y gestión forestal, tanto a nivel provincial como de las CCAA, del Estado español o de la Unión Europea (Gil Gutiérrez *et al.* 2005).

Haciendo un poco de historia, cabe señalar que a partir de la ocupación romana es cuando *Hispania* tuvo lo que se consideran los primeros datos forestales escritos en la *Geografía*, obra de Estrabón (Libro III, año 7 A.C). Luego habrán de pasar varios cientos de años hasta que en el siglo XIV, bajo el reinado de Alfonso XI en Castilla, se publica el *Libro de la montería* que, con el objetivo de mostrar los mejores lugares de caza para los nobles, describía la ubicación y estado de las masas arbóreas, constituyendo así un *protoinventario* casi nacional pues no incluía los reinos de Granada, Navarra y Aragón (Villanueva Aranguren 2002; MAGRAMA 2014 b). En el siglo XVI cabe destacar como nueva información forestal el libro *Descripción y cosmografía de España* de Hernando Colón (hijo del descubridor de América). Pero los inventarios forestales, tal como se conocen hoy en día, datan del siglo XVIII, y por aquellos tiempos tenían como objetivo cuantificar las existencias arbóreas para la construcción naval, sobre todo en el caso de los montes costeros (Villanueva Aranguren 2002; MAGRAMA 2014 b).

Durante el siglo XIX destacan las políticas desamortizadoras, principalmente la ley de Madoz de 1855 que modificó el régimen de propiedad de millones de hectáreas de bosques; y hacia 1859, el diseño de una política de protección que inició un inventario forestal de lo existente llamándose *Clasificación general de los montes públicos*. Este esquema se integró a partir de 1940 en el anuario del Ministerio de Agricultura bajo el nombre de *Estadística forestal de España*, incluyendo también datos de montes privados (Villanueva Aranguren 2002). Estos anuarios fueron actualizados en la década de 1960 por el primer IFN, realizado entre 1965 y 1974, respondiendo a objetivos de planes de desarrollo económico del país. Su realización a nivel nacional se vio favorecida por el implemento de nuevas tecnologías como la fotografía aérea, los ordenadores electrónicos y los aparatos dasométricos, cartográficos y de fotointerpretación (MAGRAMA 2014 b).

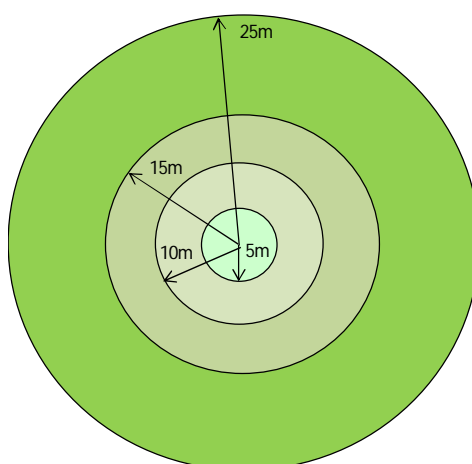
El segundo IFN se llevó a cabo entre 1986 y 1996 con los adelantos informáticos de la época, que permitieron obtener resultados de mayor calidad, cantidad y facilidad de

manejo que el anterior, tomando como base el Mapa de Cultivos y Aprovechamientos de 1974 a escala 1:50.000. El tercer IFN ejecutado entre 1997 y 2007 ha incorporado datos de acuerdo a lo establecido en los Criterios e Indicadores de Gestión Forestal Sostenible de los Bosques de Europa instaurados por FOREST EUROPE (Conferencia Ministerial para la Protección de los Bosques en Europa). De esta manera responde también a las nuevas demandas del ámbito forestal como son: *conocer, gestionar y proteger sustentablemente bienes y servicios forestales como madera y sus derivados pero también agua, alimentos, empleo, medicinas, combustibles, esparcimiento, almacenes de carbono, diversidad biológica, protección y conservación del paisaje*, etc. (MAGRAMA 2014 b), es decir, las disponibilidades asociadas a los sistemas forestales. Y ya desde 2008 se está realizando el cuarto inventario que ha introducido nuevos parámetros que ofrecen una perspectiva del estado de la biodiversidad forestal, por ejemplo, datos de madera muerta y especies amenazadas, entre otros (MAGRAMA 2014 b).

Para llevar a cabo el Tercer Inventario se elaboró el Mapa Forestal Español (MFE) a escala 1:50.000, que se centró exclusivamente en masas forestales con superficie igual o mayor a 6,5 ha (Bravo *et al.* 2007), y ya no en toda la cubierta de terreno forestal (es decir arbolada o desarbolada). En Castilla y León (CyL) el IFN3 se realizó entre 2001 y 2002 (Gil Sánchez & Torre Antón 2007).

La metodología del IFN se describe a continuación. De cada tesela forestal se anotan las tres especies forestales con mayor presencia (fracción de cabida cubierta superior al 10 %), su estado de desarrollo y la cobertura arbórea del *total de la tesela sobre una malla de un kilómetro por un kilómetro, por todo el país*. Cuando un nodo de esta malla se sitúa encima de un bosque se instala un punto de muestreo que consta de una parcela concéntrica de cuatro radios (5, 10, 15 y 25 m). En las coronas definidas por estos radios (Fig. 1.3) se mide la altura y el diámetro de los árboles que alcanzan un diámetro, a un metro y treinta centímetros del suelo, variable con el radio (75, 125, 225 y 425 mm, respectivamente). Como todos estos árboles están numerados y localizados mediante coordenadas son remedidos cada diez años de manera que se puede saber el crecimiento de cada árbol, si el árbol ya no existe, si ha sido cortado o ha muerto de forma natural o si es un árbol nuevo incorporado a la masa forestal. Además, en cada uno de estos puntos de muestreo se hacen mediciones relacionadas con el estado erosivo del bosque, su vitalidad, biodiversidad y madera muerta (Bravo *et al.* 2007). Los arbustos se inventarían dentro de una parcela circular de 10 m de radio fijo. Tanto árboles como arbustos se identifican sobre la base de una lista predefinida disponible en las publicaciones del INF (Ministerio de Medio Ambiente 1997–2007), que fue elaborada

teniendo en cuenta la forma de crecimiento y la altura mínima alcanzada por cada especie en la madurez (esta altura deberá ser de al menos 5 m para que una especie sea considerada árbol; Torras *et al.* 2012). No obstante, la identificación de los arbustos en el IFN3 fue más limitada pues no siempre fue posible identificarlos a nivel de especie. En concreto la identificación de los arbustos en el IFN3 se limita a una lista predefinida de 169 taxones (125 especies, 42 géneros y 2 subfamilias), identificándose al nivel de especie solo las especies frecuentes o consideradas suficientemente importantes (cobertura superior al 2 %) y que las cuadrillas de campo pudieran identificar con éxito, el resto de especies se agrupaban mayormente a nivel de género (Torras *et al.* 2009).

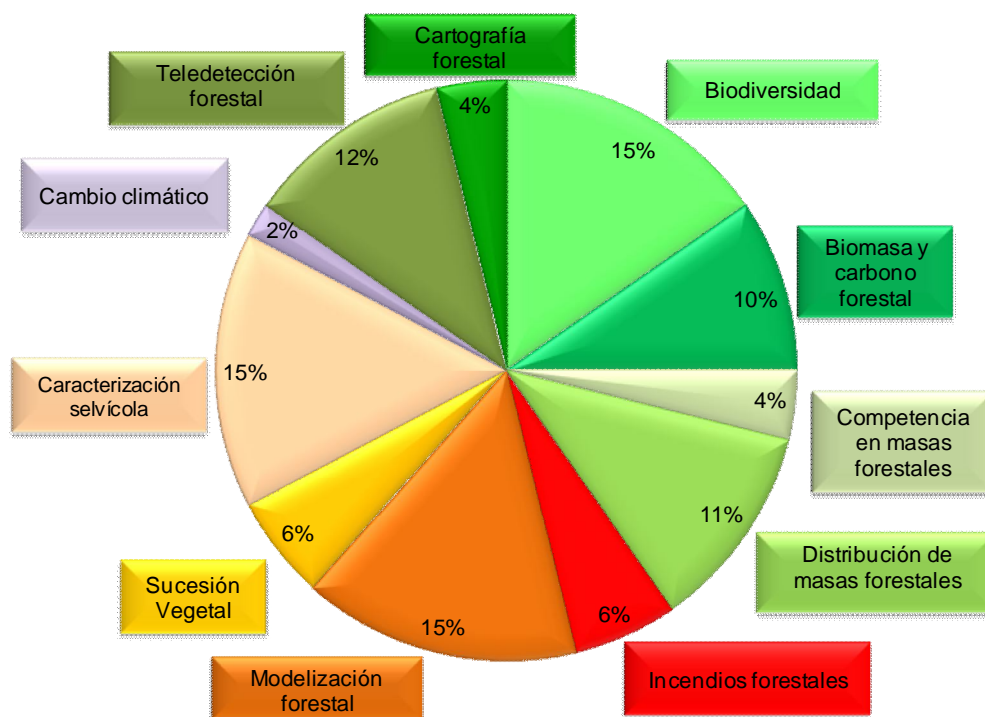


**Fig.1.3.** Ejemplo de dimensiones y radios en metros (m) de una parcela del IFN. Adaptado de Vallejo & Villanueva (2002).

Los resultados del IFN3 señalan que la superficie de uso forestal (arbolado, arbolado ralo y arbolado disperso, es decir con fracción de cabida cubierta igual o superior al 10 %) es de 18.603.113 ha, de las cuales 2.982.317 ha se encuentran en la comunidad autónoma de Castilla y León (MAGRAMA 2009), siendo la más forestada de todo el país. Para la provincia de Palencia el total es de 251.138 ha de uso forestal.

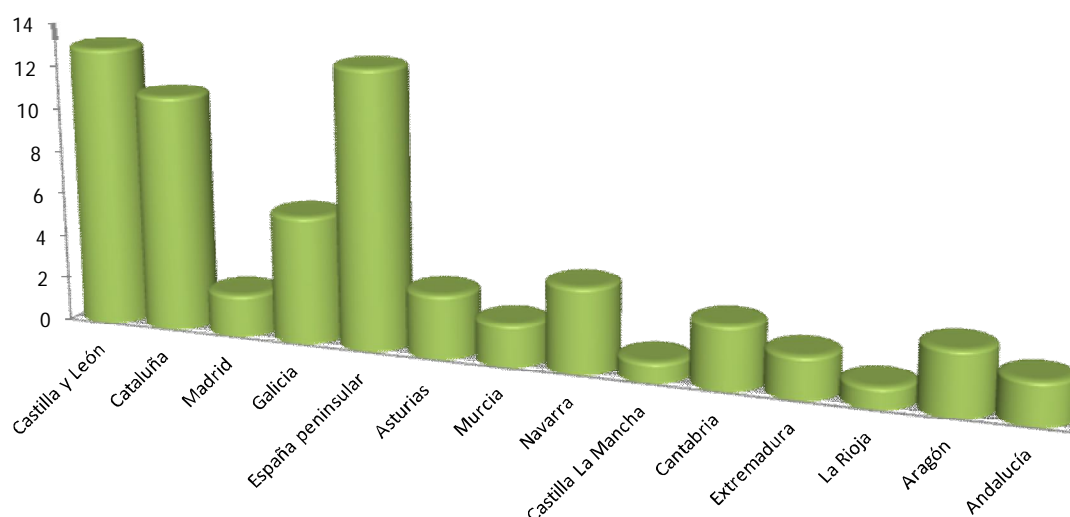
La información de los IFN, como ya se ha mencionado, sirve de base de datos para diferentes investigaciones, especialmente en respuesta al actual contexto de demandas sociales, económicas, ambientales y culturales, así como de instituciones y organismos internacionales que solicitan información actualizada (por ejemplo, el informe quinquenal de la FAO conocido como FRA= Forest Resources Assessment) sobre la evaluación de recursos forestales mundiales. Destacan en los últimos años investigaciones en diversas áreas de las que existen más de 600 artículos publicados en revistas científicas de impacto en los últimos 10 años.

En el caso concreto de España, los temas de investigación que toman como base de datos el IFN se centran mayoritariamente en estudios relacionados con la biodiversidad y con la caracterización selvícola (ambos temas representan un 16 %), seguidos por los de modelización forestal (crecimiento, producción) con un 14 %, aplicación de teledetección forestal (12 %), distribución de especies, y estudios relacionados con cálculos de biomasa y captura de carbono forestal (10 %), entre otros (Fig. 1.4). Por otra parte, estas investigaciones cubren toda la geografía nacional, algunas centrándose sólo en alguna CCAA, otras sólo en una provincia (Fig. 1.5).



**Fig.1.4.** Temas de investigación usando datos de los IFN (España, periodo 2004-2014). Datos en porcentajes. Para más detalles respecto de los artículos revisados consultar el anexo 1.



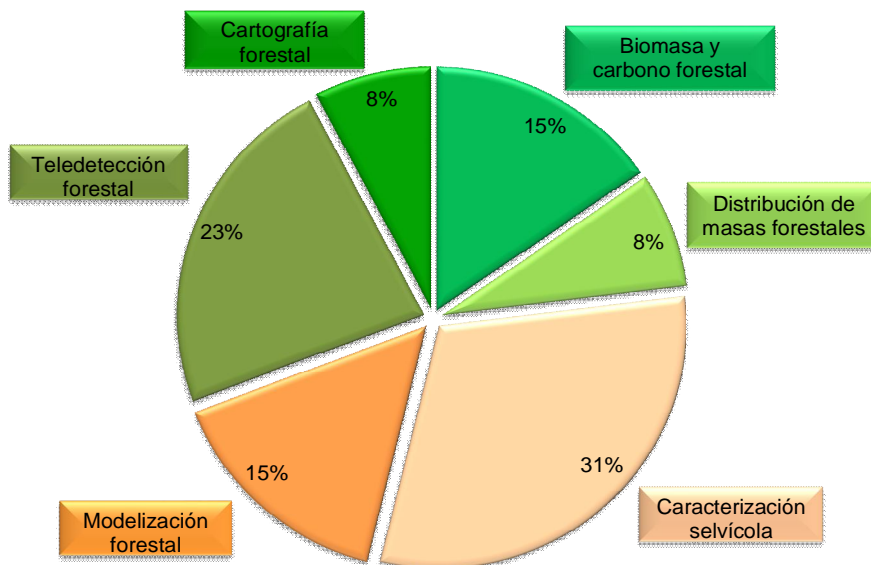


**Fig.1.5.** Porcentaje de estudios realizados a partir de datos del IFN a escala peninsular y de cada comunidad autónoma. Para más detalles respecto de los artículos revisados para estos datos puede consultarse el anexo 1.

### *El IFN en Castilla y León*

El IFN3 tiene 16.302 parcelas forestales permanentes en Castilla y León (CyL). Los datos que se toman en estas parcelas tienen significación estadística cuando se promedian a nivel provincial o nacional, pero a escala de monte solo tienen valor puntual (Gil Sánchez & Torre Antón 2007). La provincia de Palencia cuenta con 903 parcelas.

Al desglosar las líneas de investigación en CyL que utilizan datos del IFN, los estudios cubren varios aspectos del ámbito forestal como son: la caracterización selvícola, la aplicación de técnicas de teledetección forestal, los estudios de modelización (crecimiento, diámetro/altura) y cálculos de biomasa y estimaciones de carbono forestal (Fig. 1.6). Referidos al análisis de la distribución espacial de las especies forestales existe solo un trabajo basado en seis especies, que analiza el efecto de la escala en función de atributos espaciales (principal, acompañante y presencia) empleando sistemas de información geográfica (Ruiz Potosme *et al.* 2013).



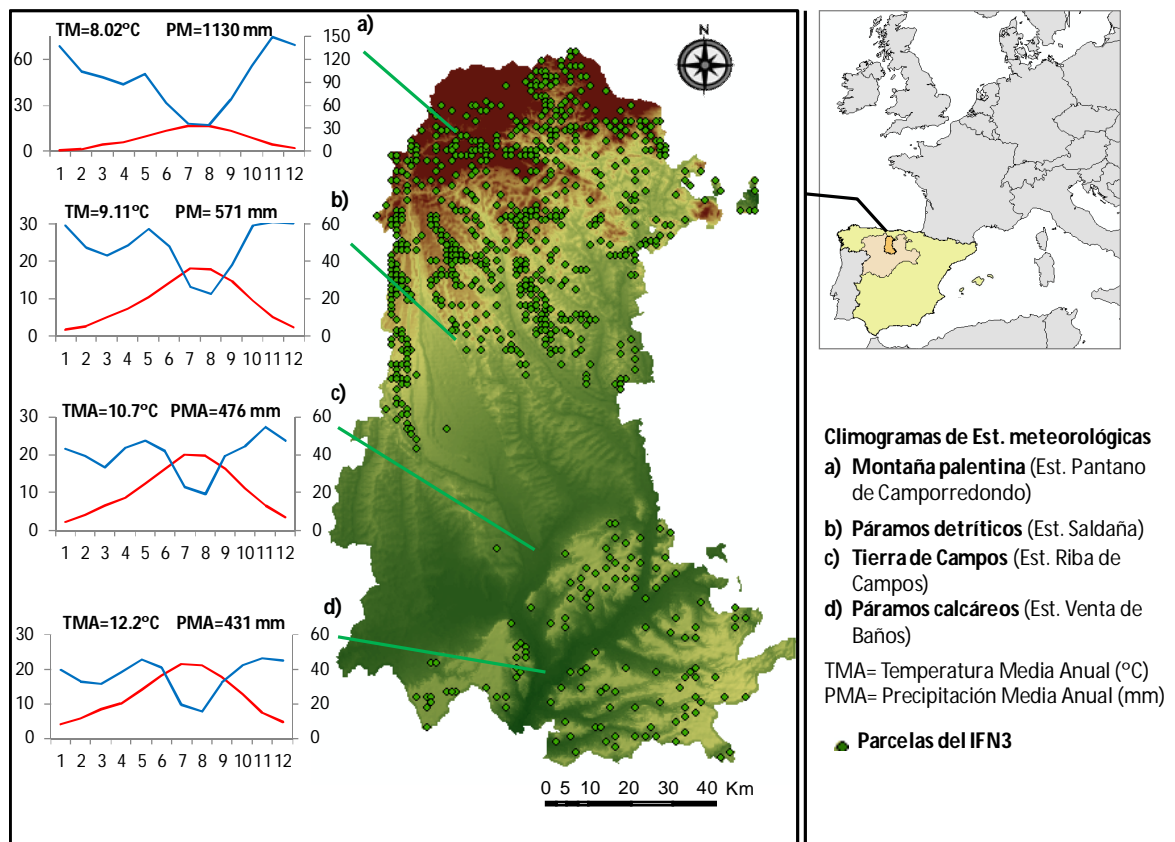
**Fig.1.6.** Estudios realizados a partir de datos del IFN en Castilla y León (datos en porcentaje). Para más detalles sobre los artículos revisados para estos datos puede consultarse el anexo 1.

Es bien sabido que los factores antrópicos, tales como las emisiones de gases de efecto invernadero o las actividades forestales influyen en la composición de las masas forestales (Gadow *et al.* 2007; González Alday *et al.* 2011). Aunque estos factores no serán materia de estudio en el presente trabajo, brevemente diremos que desde hace más de 6000 años los bosques han sido modificados antrópicamente al talarse e incendiarse para ganar espacios para la agricultura y la ganadería. En el caso de España, ya desde la Edad Media la madera de sus bosques se usó principalmente para la construcción de barcos de guerra y herramientas agrícolas; ya en el siglo XIX la intensa deforestación se debió a la desamortización o privatización de los montes públicos con el doble propósito de ganancia de la venta de maderas y obtener tierras para el cultivo de cereales (Fernández-Galiano 1990). Durante el siglo XX las políticas más conservacionistas toman un poco más de impulso, principalmente a partir de la década de los 40, no solo por la necesidad forestal de repoblar sino también de dar empleo a una numerosa población empobrecida por la guerra civil (Iglesias Ranz 2005). Ya en el presente siglo destacan las repoblaciones bajo criterios establecidos por la Unión Europea que da más peso a las especies autóctonas y al incremento de espacios forestales, por ejemplo caben citar entre otros, el proyecto Life+, en el que interviene la Universidad de Valladolid, que financia desde 1992 la reforestación sin irrigación en cinco puntos de la geografía española (<http://ec.europa.eu/environment/life/>); y en el proyecto Life+Quick Urban Forestation (QUF, <http://www.quickurbanforest.eu/node/3>) que tiene por socios a Cesefor, iClaves y SDL, y que cuenta con la colaboración del Ayuntamiento de

Valladolid, el patrocinio de la Junta de Castilla y León, y la cofinanciación del Programa Life de la Unión Europea (MAGRAMA 2014 a).

## Área de estudio

La provincia de Palencia (norte de España) tiene una extensión total de 8.052 km<sup>2</sup>, lo cual representa el 8,6 % de toda la extensión de la comunidad autónoma de Castilla y León, dentro de la cual se ubica. Geográficamente está situada entre los 43° 04' y 41° 46' de latitud Norte y 3° 53' y 5° 02' de longitud Oeste (Fig. 1.7).

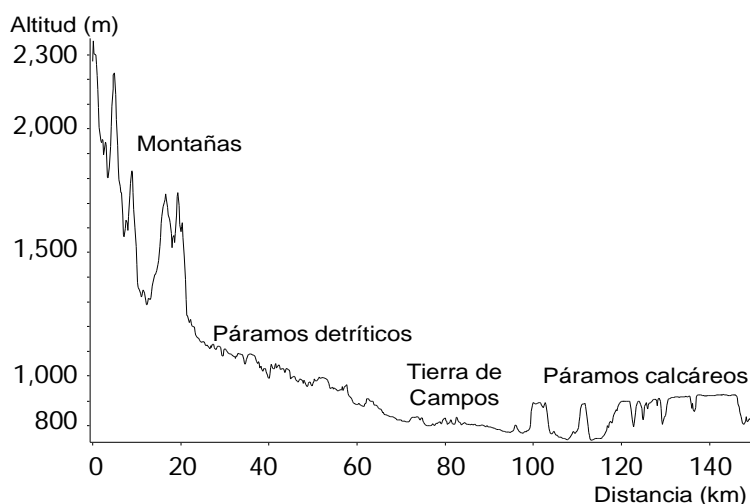


**Fig 1.7.** Localización de la provincia de Palencia en la Comunidad Autónoma de Castilla y León, y en España, así como de las 903 parcelas de IFN3 en las cuatro principales unidades morfoestructurales (a=Montaña palentina, b=páramos detríticos, c=Tierra de Campos y d=páramos calcáreos). Nota: El modelo digital de elevación (MDT2000 © Instituto Geográfico Nacional de España) ha sido proyectado en ArcGis.10 con los conocidos colores que se asignan a los relieves. Los climodiagramas se han realizado a partir de datos de temperaturas medias mensuales y precipitaciones medias mensuales procedentes de las estaciones meteorológicas de la provincia, para el periodo 1951-1999 (ITACYL-AEMET).

De acuerdo con la estratificación climática de Europa propuesta por Metzger *et al.* (2005), tres de las cinco zonas principales definidas en la Península Ibérica están representadas en la provincia de Palencia: Alpina Sur, Montañas Mediterráneas y el Mediterráneo Norte. Esta variedad de condiciones también se refleja en la clasificación fitoclimática realizada por Allué (1990), según el cual en Palencia los tipos presentes en

esta provincia son Oroborealoide (subtipo VIII (VI)), nemoral (subtipos VI (IV) 1, VI (IV) 2, VI (VII) y VI) y el Mediterráneo (subtipo IV (VI) 1).

Al mismo tiempo existe un gradiente altitudinal generado por la presencia de la Montaña palentina, al norte (con alturas máximas entre 2400 y 2540 m), y la cuenca sedimentaria del Duero en la meseta castellana, en el centro-sur (con alturas que oscilan entre los 772 m y 877 m en los páramos calizos), debido a que la provincia abarca dos grandes conjuntos geológicos. En el norte se presentan las montañas paleozoicas fuertemente plegadas, enclavadas en la vertiente meridional de la cordillera cantábrica siguiendo un eje Este-Oeste, mientras que el resto se extiende en parte de la cuenca del Duero, sobre los terrenos terciarios de la meseta castellana. Sobre esta plataforma se distinguen los páramos detríticos y la tierra de campos en el centro y los páramos calcáreos al sur. Estas formas topográficas pueden apreciarse en el perfil hecho sobre un corte transversal con dirección noroeste-sureste (Fig. 1.8).



**Fig.1.8.** Perfil topográfico Noroeste-Sureste de la provincia de Palencia realizado a partir de un modelo digital de elevación (MDT2000 © Instituto Geográfico Nacional de España) en ArcGis 10.

El complejo gradiente topográfico de la provincia palentina condiciona un gradiente climático de norte a sur, cuya longitud es de unos 140 km, que comprende una gran variedad de paisajes y condiciones ambientales (Tejero de la Cuesta 1988; Sainz Ollero & Sánchez de Dios 2011), debido a la confluencia de dos regiones biogeográficas (Eurosiberiana y Mediterránea) y dos unidades geomorfológicas (La Cordillera Cantábrica y la Meseta Castellana), lo que da como resultado una gran diversidad de vegetación (Ruiz de la Torre 2002). La influencia del clima atlántico más fresco y más húmedo es reconocible en las montañas del norte, mientras que el clima mediterráneo cálido y seco predomina hacia centro-sur de la provincia (Ruiz de la Torre 2002). Esta gradación climática se refleja en las precipitaciones que en el norte montañoso pueden superar los

1800 mm al año, y en el centro de la cuenca del Duero no alcanzan los 400 mm al año, asimismo las temperaturas varían de una media anual de 8 °C en el norte a 12 °C en el sur provincial (Fig. 1.7).

Los suelos de la montaña son poco evolucionados, ácidos, casi neutros debido a la descarbonatación por la abundante precipitación, por lo que tienen un régimen de humedad Udico, y según la Soil Taxonomy (Soil Survey Staff 2010) pertenecen al orden de los Inceptisoles (Haplumbrepts) y Alfisoles (Hapludalfs). Hacia el Noreste se encuentran los Molisoles (xerolls) que descansan sobre material calcáreo. Siguiendo los valles de los ríos se encuentran Entisoles (fluvents). En los páramos detríticos predominan los Inceptisoles, con horizontes inferiores impermeables por lo que a menudo presentan problemas de drenaje, pero en épocas de sequía originan un hormigón natural con lo cual las plantas sufren más la sequía estival. En cambio, si las condiciones arcillosas se dan en horizontes profundos, como sucede en Tierra de Campos, las escasas lluvias se almacenan y el agua va cediendo gradualmente en el período de sequía. En los páramos calcáreos también los Inceptisoles son los más extendidos pero con una buena estructura, mucho más pedregosos y sueltos, aunque siempre de naturaleza caliza a margosa (pardos calcimórficos, pobres en materia orgánica) (Tejero de la Cuesta 1988).

La vegetación característica de la provincia se encuentra asociada a las unidades morfoestructurales anteriormente mencionadas. Así de norte a sur la distribución esquemáticamente es la siguiente (Tejero de la Cuesta 1988; Palacios Rodríguez *et al.* 2011):

- Montaña Palentina: presenta bosques de especies propias de lugares húmedos y fríos como los robledales de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. y los hayedos (*Fagus sylvatica* L.). También se distinguen algunas comunidades de abedules (especies del género *Betula* L.) en las partes más bajas de las montañas, y al pie de las mismas aparecen formaciones de *Quercus pyrenaica* Willd. En las zonas más frías y de escasos suelos se puede encontrar *Juniperus thurifera* L., aunque de manera escasa y relictica. Los arbustos acompañantes son especies del género *Erica* y leguminosas de los géneros *Genista* L. y *Cytisus* L. principalmente. Los bosques de *Pinus sylvestris* L. y en menor medida de *Pinus nigra* J.F. Arnold provienen de repoblaciones.
- Páramos detríticos: en esta comarca transicional entre la montaña y la llanura, con pendientes suaves, los bosque de *Quercus pyrenaica* Willd. constituyen la vegetación natural, aunque se encuentran muy degradados y han dado lugar a

matorrales del género *Erica* L. y del género *Genista*, así como pastizales y cultivos. En los lugares más cálidos se desarrolla *Quercus faginea* Lam. Esta especie de *Quercus* L. mantiene porte arbustivo a causa de la tradicional utilización para leña de su madera, y a la presión ganadera. También aquí hay repoblaciones de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra*.

- Tierra de Campos: estepa con vegetación completamente transformada desde hace milenios por la actividad agrícola en la que solo se encuentran escasos manchones de árboles, principalmente de *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., y arbustos entre los que destacan los tomillares (género *Thymus* L.).
- Páramos calcáreos: más conocida como “Cerrato Palentino”, es la comarca de los bosques mediterráneos de encinas (*Quercus ilex* subsp. *ballota*), en mezcla con quejigos (*Quercus faginea*) en los enclaves más cálidos y con manchas de sabinas (*Juniperus thurifera*) en los lugares más fríos. Asimismo hay una amplia variedad de matorrales calcícolas, por ejemplo *Cistus Laurifolius* L. (López Leiva et al. 2009) y matorrales gipsófilos<sup>1</sup> del género *Thymus* L., *Ononis* L. y *Helianthemum* Mill. en las cuestas de los páramos. En algunas cuestas se han realizado repoblaciones con coníferas, principalmente *Pinus halepensis* Mill. puesto que es la especie que mejor tolera las condiciones locales de suelo y clima.

### Fuentes de datos

Con el fin de cubrir el rango de variación de los bosques de la provincia de Palencia a lo largo del gradiente climático y ambiental norte-sur, se inventariaron durante el Tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3; 1997-2007) 903 parcelas, cuyas características ya se han comentado más arriba (en la sección *Inventarios forestales en España*). Estas parcelas representan en conjunto alrededor del 31,2 % de la superficie forestal de la provincia de Palencia.

De esas 903 parcelas disponibles para la provincia de Palencia, sólo 772 parcelas fueron consideradas para este estudio. En primer lugar, se excluyeron 25 parcelas porque la base de datos de IFN3 no contenía información de algunas de las variables ambientales seleccionadas para este estudio (ver Tabla 1.1). En segundo lugar, las 106 parcelas correspondientes a los bosques de ribera también fueron excluidas de este análisis porque en un análisis indirecto de gradiente preliminar, mediante la técnica de

---

<sup>1</sup> **Matorral Gipsófilo:** comunidad abierta constituida por matas bajas, medianas y heliófilas, sobre suelos de costra dura superficial que son capaces de penetrar en sus primeras fases de desarrollo. La vegetación gipsófila es una vegetación característica de los suelos yesosos.

ordenación DCA, se observó que tales parcelas se agruparon claramente separadas del resto a lo largo del eje 1, mientras que la composición florística de las parcelas restantes mostraron la relación esperada con el gradiente climático norte-sur de la provincia de Palencia a lo largo del eje 2. La segregación de este grupo ripario, se explica a través de algunos criterios ya conocidos, ya que si bien la composición de los bosques de ribera en cualquier región refleja influencias multi-escala (Sarr & Hibbs 2007), está relacionada principalmente con el régimen hídrico (profundidad la capa freática, proximidad del curso de agua, etc.), micro-clima local y propiedades edáficas (humedad del suelo, fertilidad) así como la fisiografía y el macro-clima (Russell & Mc Bride 2001; Lara *et al.* 2004; Casco & Neiff 2013).

Las variables ambientales utilizadas en este estudio y sus rangos de variación para las 772 parcelas seleccionadas se muestran en la Tabla 1.1. Únicamente se obtuvo información del IFN3 para las variables: pedregosidad, pH, materia orgánica, textura, signos de erosión y tipo de suelo. Los datos de precipitación y temperatura media anuales se obtuvieron a partir del Atlas Agroclimático de Castilla y León (ITACyL-AEMET 2013), mediante el empleo de la herramienta de análisis 3D en ArcGis (versión 10, ESRI, Redlands, CA, USA). Los datos de altitud y pendiente se obtuvieron a partir del Modelo Digital del terreno (MDT 200m) del Instituto Nacional Geográfico de España (<http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/catalogo.do>), usando la misma herramienta de análisis 3D en ArcGis. También se recogió información sobre las características fitoclimáticas de cada parcela, de acuerdo con la clasificación de Allué (1990), y de su ubicación dentro de las cuatro principales unidades morfoestructurales de la provincia (ver Fig. 1.7). Todas estas variables fueron agrupadas en tres tipos denominados: (1) topográficas (altitud, pendiente, unidad morfoestructural), (2) edáficas (pedregosidad, pH, materia orgánica, textura, erosión, tipo de suelo) y (3) climáticas (precipitación y temperatura media anuales, características fitoclimáticas).

La abundancia de todas las especies leñosas (árboles y arbustos) presentes en cada una de las 772 parcelas del IFN3 seleccionadas para su estudio, se estimó como porcentaje de cobertura a partir de la base de datos de IFN3, que solo considera las tres especies de árboles más importantes por parcela (aquellas con fracción de cabida cubierta superior al 10 %) y las principales especies arbustivas (aquellas con cobertura superior al 2 %). Un total de 124 taxones (31 % árboles y 69 % arbustos) pertenecientes a 25 familias fueron registrados para el conjunto de las 772 parcelas seleccionadas.

**Tabla 1.1.** Fuente de datos de las variables ambientales seleccionadas y rango de variación en las 772 parcelas del IFN3 seleccionadas.

Fuente de Datos	Rango
<b>IFN3</b> Cobertura de especies principales (*) Pedregosidad pH Materia orgánica Textura Signos de erosión Tipo de suelo	Árboles: 10-100 %; arbustos: 2-90 % 1= sin pedregosidad, 0 % 2= poco pedregoso, <25 % 3= pedregoso, 25-50 % 4= muy pedregoso, 50-75 % 1= ligeramente ácido 2= desde neutro a ligeramente alcalino 1= suelo ligeramente humificado 2= suelo moderadamente humificado 3= suelo altamente humificado 1= arenosa 2= franca 3= arcillosa 1= sin erosión 2= raíces al descubierto 3= regueros paralelos de hasta 20 cm de profundidad 4= cárcavas y barrancos en forma de V 5= cárcavas y barrancos en forma de U 1= calizo ligeramente alcalino (pH≤8,5) 2= silíceo ligeramente ácido (pH≥5,5) 3= yesífero-calizo ligeramente alcalino (pH≤8,5)
<b>Modelo Digital del Terreno (MDT 200m) del Instituto Geográfico Nacional</b> Altitud Pendiente	739-2162 m 0-38 °
<b>Atlas Agroclimático de Castilla y León</b> Precipitación media anual Temperatura media anual	407-1892 mm 5,1-12,1 °C
<b>Clasificación fitoclimática de Allue (1990)</b>	Oroborealoide (subtipo VIII(VI)) Nemoral (subtipos VI(IV)1, VI(IV)2, VI(VII) y VI) Mediterráneo (subtipo IV(VI)1)
<b>Unidades morfoestructurales de la provincia de Palencia (Tejero de la Cuesta, 1998)</b>	Montaña Palentina Páramos detríticos Tierra de Campos Páramos calcáreos (Cerrato)

(\*) Se consideran las tres principales especies de árboles por parcela de campo y las principales especies arbustivas acompañantes.



## Objetivos

La presente Tesis Doctoral tiene como objetivo general describir los patrones de distribución y las propiedades del nicho efectivo de las principales especies forestales (árboles y arbustos), a lo largo de dos gradientes ambientales complejos, identificados en un área de transición entre las regiones biogeográficas Eurosiberiana y Mediterránea en el norte de España, utilizando para ello datos de 772 parcelas muestreadas en la provincia de Palencia durante el Tercer Inventario Nacional Forestal (IFN3; 1997-2007). Se pretende, además, identificar la contribución relativa de la variación espacial y ambiental en los patrones de cambio de la composición de las comunidades forestales, y construir un mapa que describa de un modo gráfico la distribución de las comunidades forestales a lo largo del principal gradiente ambiental identificado.

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

Los objetivos específicos a desarrollar dentro de la Tesis Doctoral se estructuran en los siguientes bloques:

1. Identificar la contribución relativa de los procesos espaciales y ambientales (variables climáticas, topográficas y edáficas) que explican el cambio en la composición de especies de las masas forestales a lo largo del gradiente ambiental que atraviesa de norte a sur la provincia de Palencia, y describir el patrón de respuesta individual de las principales especies arbóreas a lo largo de las dos principales coenoclinas identificadas. Como el gradiente climático-ambiental seleccionado es largo (140 km), se hipotetiza que la mayoría de las especies mostraran una respuesta unimodal (campana de Gauss simétrica o asimétrica) permitiéndonos, además, estimar la amplitud del nicho efectivo de las especies y demás características del mismo.
2. Describir los patrones de distribución y las características de nicho de las 46 especies de arbustos del sotobosque más abundantes, a lo largo de las dos principales coenoclinas previamente identificadas (el gradiente climático-topográfico norte-sur y el gradiente de pendiente) como determinantes del cambio en la composición de los bosques, en un área de transición entre las regiones biogeográficas Eurosiberiana y Mediterránea en el norte de España. Como los grupos funcionales son importantes

componentes del funcionamiento de los ecosistemas, se agrupan también las especies de arbustos en grupos taxonómicos para mejorar la descripción de sus patrones de distribución. Finalmente, se pretende comprobar si los arbustos del sotobosque responden a los mismos gradientes ambientales que los árboles, mediante la búsqueda de patrones que relacionen las principales especies arbóreas de las masas forestales con sus especies arbustivas características a lo largo de las coenoclinas.

3. Describir y mapear el patrón espacial de distribución de las comunidades forestales, considerando conjuntamente las especies arbóreas y arbustivas, a lo largo de la principal coenoclina identificada (el complejo gradiente topográfico-climático de norte a sur a lo largo de la provincia de Palencia), mediante un análisis combinado de técnicas de ordenación (DCA) con técnicas geoestadísticas, como el kriging ordinario.

Se espera que el conocimiento derivado de esta Tesis Doctoral, en particular en relación con la descripción de los principales factores que determinan los gradientes ambientales a lo largo de la provincia de Palencia y la distribución de especies forestales y sus características de nicho, mejore nuestra capacidad para plantear potenciales objetivos de conservación y gestión o detectar amenazas en un contexto de cambio en los usos del suelo y previsiones de cambio climático.

### Estructura de la memoria

Además del presente capítulo introductorio (**Capítulo 1**), esta memoria de Tesis Doctoral se ha organizado en cinco capítulos más.

Los siguientes tres capítulos (capítulos 2 a 4) recogen los resultados de los trabajos realizados para el desarrollo de los objetivos propuestos. Estos capítulos se corresponden con artículos científicos publicados o en revisión en revistas internacionales especializadas incluidas en el Journal Citation Reports (JCR). La presentación de estos capítulos se ha realizado manteniendo la estructura de las publicaciones, por lo que algunas secciones (como el área de estudio o metodología) podrán resultar redundantes.

El **Capítulo 2** desarrolla el bloque 1 de objetivos específicos. En este trabajo se emplea un análisis de partición de la varianza para determinar la contribución relativa de los procesos espaciales (patrones espaciales a pequeña y gran escala) y ambientales (variables climáticas, topográficas y edáficas) en la interpretación de los cambios en composición florística de las masas forestales a lo largo del gradiente ambiental que

atraviesa de norte a sur la provincia de Palencia. A continuación, el análisis de ordenación DCA permite extraer las principales coenoclinas o gradientes en la composición de las comunidades forestales a lo largo de gradientes ambientales complejos, que son caracterizados *a posteriori*, mediante la correlación de las coordenadas de las parcelas de estudio a lo largo de los dos primeros ejes del DCA y las variables ambientales consideradas. Finalmente, los modelos HOF permiten describir el patrón de respuesta individual de las 15 especies arbóreas más abundantes (9 coníferas, 4 quercíneas y dos caducifolias de hoja ancha) a lo largo de las dos principales coenoclinas identificadas (el gradiente climático-topográfico norte-sur y el gradiente de pendiente), y caracterizar el nicho (óptimo, amplitud de nicho, solapamiento) de cada especie. Para el desarrollo de este trabajo se emplean 772 parcelas de campo, muestreadas durante el tercer Inventario Nacional Forestal (IFN3) a lo largo de la provincia de Palencia, previamente caracterizadas en cuanto a variables ambientales de tipo climático, edáfico y topográfico, y usando la matriz de cobertura (%) de todas las especies arbóreas y arbustivas identificadas en campo.

El **Capítulo 3** desarrolla el bloque 2 de objetivos específicos. Utilizando la misma matriz de abundancia de especies, correspondiente a las mismas 772 parcelas usadas anteriormente, se describe ahora el patrón de respuesta individual y características de nicho de las 46 especies de arbustos del sotobosque más abundantes, a lo largo de las dos principales coenoclinas previamente identificadas (el gradiente climático-topográfico norte-sur y el gradiente de pendiente), así como de los principales grupos taxonómicos, haciendo uso de nuevo de los modelos HOF. Además, se valora si las especies arbustivas del sotobosque responden a los mismos gradientes ambientales complejos que las especies arbóreas estudiadas en capítulo anterior (identificados como DCA1 y DCA2), y si las especies arbustivas muestran mayoritariamente una respuesta unimodal a lo largo de los gradientes ambientales como sucedía con las especies arbóreas.

El **Capítulo 4** desarrolla el objetivo específico 3. Este trabajo analiza la variabilidad espacial de los ensamblajes de las especies forestales (árboles y arbustos conjuntamente) a partir del análisis geoestadístico. Para ello se realizó un variograma omnidireccional tomando como base los valores del primer eje del DCA identificado en los capítulos anteriores como el más significativo. Posteriormente esos resultados se interpolaron mediante el método Kriging Ordinario obteniéndose un mapa que se correlacionó con los resultados obtenidos en los capítulos 2 y 3.

A continuación, se presenta un capítulo en el que se realiza una síntesis general de la Tesis Doctoral (**capítulo 5**) y finalmente, el **capítulo 6** recoge las conclusiones generales obtenidas.

## Referencias

- Adame P., Hynynen J., Cañellas I., Del Río M. 2008. Individual-tree diameter growth model for rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) coppices. *Forest Ecology and Management* 255:1011-1022.
- Alberdi I., Hernández L., Barrera M., Condés S., Sandoval V., Vallejo R., Cañellas I. 2012. La estimación de la biodiversidad forestal en el Inventario Forestal Nacional. Aplicación en el IFN-4 en Galicia. *Foresta* 54:20-31.
- Alberdi I., Condés S., Martínez-Millán J. 2010. Review of monitoring and assessing ground vegetation biodiversity in national forest inventories. *Environment Monitoring Assessment* 164:649-676.
- Alberdi I., Saura S., Martínez-Millán F. 2005. El estudio de la biodiversidad en el tercer inventario forestal nacional. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 19:11-19.
- Allué J. 1990. Atlas fitoclimático de España. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Álvarez-González J., Cañellas I., Alberdi I., Gadow K., Ruíz-González A. 2014. National Forest Inventory and forest observational studies in Spain: Applications to forest modeling. *Forest Ecology and Management* 316:54-64.
- Austin M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological modelling* 157:101-118.
- Bacaro G., Rocchini D., Bonini I., Marignani M., Maccherini S., Chiarucci A. 2008. The role of regional and local scale predictors for plant species richness in Mediterranean forests. *Plant Biosystems* 142:630-642.
- Bravo F., Delgado J., Gallardo J., Bravo-Oviedo A., Ruiz-Peinado R., Merino A., Montero G., Cámara A., Navarro R., Ordóñez C., Canga E. 2007. Métodos para cuantificar la fijación de CO<sub>2</sub> en los sistemas forestales. En: Bravo F. (coord.), *El papel de los bosques españoles en la mitigación del cambio climático*. Fundación Gas Natural, Barcelona, pp. 61-137.
- Benito-Garzón M., Ruiz-Benito P., Zavala M. Interspecific differences in tree growth and mortality responses to environmental drivers determine potential species distributional limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography* 22:1141–1151.
- Cabrerizo Soria V., San Martín Fernández R., García González M., Gonzalo Pérez G., De la Fuente León J., González Hernández M. 2006. Caracterización y tipificación de las masas con sabina (*Juniperus thurifera* L.) de Castilla y León. *Actas del III Coloquio Internacional sobre los sabinares y enebrales (género *Juniperus*): ecología y gestión sostenible*, Soria.
- Castedo-Dorado F., Gómez-Vázquez I., Fernandes P., Crecente-Campo F. 2012. Shrub fuel characteristics estimated from overstory variables in NW Spain pine stands. *Forest Ecology and Management* 275:130-141.
- Chica-Olmo M. 2005. La geoestadística como herramienta de análisis espacial de datos de Inventario Forestal. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 19:47-56.
- Condés S., García-Robredo F. 2012. An empirical mixed model to quantify climate influence on the growth of *Pinus halepensis* Mill. stands in South-Eastern Spain. *Forest Ecology and Management* 284:59-68.
- Cressie N. 1993. *Statistics for spatial data*. Wiley, N.Y.

- Cruz P., Fernández A., Reque J. 2009. Propuesta tipológica forestal para los bosques de *Quercus pyrenaica* de la comarca del Bierzo del noroeste de España, empleando análisis multivariante. *Bosque* 30(3):180-191.
- Dajoz R. 1974. Tratado de Ecología. Mundi-Prensa edición española.
- Dale M. 2000. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, UK.
- Damgaard C. 1998. Plant competition experiments: testing hypotheses and estimating the probability of coexistence. *Ecology* 79:1760-1767.
- Damgaard C. 2003. Modelling plant competition along an environmental gradient. *Ecological modelling* 170: 45-53.
- Damgaard C. 2006. Modelling ecological presence-absence data along an environmental gradient: threshold levels of environment. *Environment and Ecology Statistic* 13:229-236.
- Debeljak M., Poljanec A., Zenko B. 2014. Modelling forest growing stock from inventory data: A data mining approach. *Ecological Indicators* 41:30-39.
- Del Peso Taranco C., Bravo-Oviedo A. 2006. Los enebrales de *Juniperus oxycedrus* L. en el paisaje forestal del valle del Alberche (Ávila). *Actas del III Coloquio Internacional sobre los sabinares y enebrales (género Juniperus): ecología y gestión sostenible*, Soria, Vol. II: 247-256.
- Del Río M., Condés S., Pretzsch H. 2014. Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *Forest Ecology and Management* 325:90-98.
- Dorman M., Svoray T., Perevolotsky A. 2013. Homogenization in forest performance across an environmental gradient – The interplay between rainfall and topographic aspect. *Forest Ecology and Management* 310:256-266.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P. & Guisan, A. 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *Journal of Vegetation Science* 24:593-606.
- Duane Bernedo A., Burriel Moreno J., Pesquer Mayos L., Vayreda Durán J. 2013. Estima de la biomasa arbórea a partir de datos de inventarios forestales en relación con variables topoclimáticas e índices de vegetación. *Actas VI Congreso Forestal Español*, Vitoria-Gasteiz.
- ESRI 2011. ArcGIS [software GIS], ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fernández-Galiano E. 1990. Pasado, presente y futuro de los bosques de la Península Ibérica. *Acta Botánica Malacitana* 15:135-143.
- Fischer H., Michler B., Ewald J. 2014. Environmental, spatial and structural components in the composition of mountain forest in the Bavarian Alps. *Folia Geobotanica* 49:361-384.
- Gadow K., Sánchez Orois S., Álvarez González J. 2007. Estructura y crecimiento del bosque. 147 pp. [[http://www.usc.es/uxfs/IMG/pdf/Estructura\\_y\\_crecimiento\\_del\\_bosque1-3.pdf](http://www.usc.es/uxfs/IMG/pdf/Estructura_y_crecimiento_del_bosque1-3.pdf)]
- Gallardo A., Maestre F. 2008. Métodos geoestadísticos para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos. En: Maestre F., Escudero A., Bonet A. (eds.), *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones*. Universidad Rey Juan Carlos & Dykinson S.L., Madrid, pp. 215-272.
- García López J., Allué Camacho C. 2006. Relaciones de competencia interespecífica en sabinares albares (*Juniperus thurifera* L.) de la península ibérica. Una aproximación fitoclimática. *Actas del III Coloquio Internacional sobre los sabinares y enebrales (género Juniperus): ecología y gestión sostenible*, Soria, Vol. I:71-78.
- García Martín A., Pérez Cabello F., de la Riva Fernández J., Pascual Puigdevall J., Alonso Herranz E. 2005. Estimación de la biomasa residual forestal mediante técnicas de teledetección y SIG en masas puras de *Pinus halepensis* y *P. sylvestris*. *Actas IV Congreso Forestal Español*, Zaragoza.

- García Martín A., de la Riva J., Pérez Cabello F., Montorio R. 2011. Estimación del potencial energético de los pinares de la provincia de Teruel mediante Teledetección. *Geographicalia* 59-60:109-124.
- Gil Gutiérrez J., González de Zulueta E., Martín González J., Villanueva Aranguren J. 2005. El inventario forestal nacional- Procesos de datos de existencias y de comparaciones- Análisis de los indicadores más representativos. *Actas IV Congreso Forestal Español*, Zaragoza.
- Gil Sánchez L., Torre Antón M. (eds.) 2007. *Atlas forestal de Castilla y León*. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente. Valladolid.
- Gil V., Blanco D., Carballo M., Calvo L. 2011. Carbon stock estimates for forests in the Castilla y León region, Spain. A GIS based method for evaluating spatial distribution of residual biomass for bio-energy. *Biomass and Bioenergy* 35:243-252.
- Gómez C, White J, Wulder M, Alejandro P. 2014. Historical forest biomass dynamics modelled with Landsat spectral trajectories. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 93:14-28.
- Gómez-Manzanedo M, Roig S, Reque J. 2008. Caracterización selvícola de los hayedos cantábricos: influencia de las condiciones de estación y los usos antrópicos. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 17(2):155-167.
- González Alday J., Martínez-Ruiz C., Marrs R., Bravo F. 2010. Influence of harvesting intensity on the floristic composition of natural Mediterranean maritime pine forest. *Acta Oecologica* 36:349-356.
- González-Alonso F., Roldán-Zamarrón A., Cuevas-Gonzalo J. 2006. Assessing forest carbon sinks in Spain using satellite images. *IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS)*:1721-1723.
- González J., Trasobares A., Palahi M., Pukkala T. 2007. Predicting stand damage and tree survival in burned forests in Catalonia (North-East Spain). *Annals of Forest Science* 64:733-742.
- González M., Deconchat M., Balent G. 2009. Woody plant composition of forest layers: the importance of environmental conditions and spatial configuration. *Plant Ecology* 201:305-318.
- González-Olabarria J., Rodríguez F., Fernández-Landa A., Mola-Yudego B. 2012. Mapping fire risk in the Model Forest of Urbión (Spain) based on airborne LiDAR measurements. *Forest Ecology and Management* 282:149-156.
- Guerra Velasco J. 2005. Los sabinares albares de *Juniperus thurifera* L.: estructura y dinámica de una formación difusa en las llanuras del centro de la Cuenca del Duero. *Revista cuatrimestral de Geografía, Universidad de Oviedo*: Ería 66:5-25.
- Guisan A., Zimmermann N. 2012. Predictive habitat distribution models in Ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Grime J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Grime P. 2002. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Wiley.
- Hernández L., Canellas I., Alberdi I., Torres I., Montes F. 2014. Assessing changes in species distribution from sequential large-scale forest inventories. *Annals of Forest Science* 71(2):161-171.
- Hernández Mateo L., Martínez-Fernández J., Cañellas I., Vázquez de la Cueva A. 2013. Monitoring an invasion: understanding the evolution and the determinant processes of current distribution of *Acacia dealbata* Link. and *Acacia melanoxylon* R. Br. In W.T. Aiton in NW Spain. En: *Libro de resúmenes del XI Congreso Nacional de la Asociación Española de la Ecología Terrestre*, Pamplona-Iruña.
- Herrero C., Bravo F. 2012. Can we get an operational indicator of forest carbon sequestration? A case study from two forest regions in Spain. *Ecological Indicators* 17:120-126.
- Hill M., Gauch H. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.

- Holmgren P., Persson R. 2002. Evolución y perspectivas de las evaluaciones forestales mundiales. *Unasylva* 210(53):3-9.
- Huisman J., Olf H., Fresco L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science* 4:37-46.
- Iglesias Ranz A. 2005. Apuntes sobre la situación actual de la repoblación forestal en España. 5to. Congreso Forestal Español: Montes y Sociedad, Saber qué hacer. Ávila, 21/25 de septiembre de 2005.
- Instituto Geográfico Nacional de España. Modelo Digital del Terreno MDT2000 ©. (<http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/catalogo.do>).
- ITACYL-AEMET 2013 *Atlas Agroclimático de Castilla y León*. Instituto Tecnológico Agrario, Junta de Castilla y León- Agencia Estatal de Meteorología. <http://atlas.itacyl.es>.
- Jansen F., Oksanen J. 2013. How to model species responses along ecological gradients – Huisman–Olf–Fresco models revisited. *Journal of Vegetation Science* 24:1108-1117.
- Koenig W.D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution* 14:22-26.
- Lawesson J., Oksanen J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science* 13:179-290.
- Legendre P., Fortin M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Levin S. 1992. The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology* 73(6):1943-1967.
- López de Casenave J., Marone L., Camus P., Jaksic F. 2007. Escalas. En Jaksic F. & Marone L (eds.) *Ecología de Comunidades*, 2da edición, Ediciones Universidad Católica de Chile, pp.193-213.
- López Leiva C., Espinosa Rincón J., Bengoa Mtz. de Mandojana J. 2009. Mapa de Vegetación de Castilla y León. Síntesis 1:400.000. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente.
- López-Senespleda E., Sánchez-Palomares O. 2007. Modelo de calidad de estación y crecimiento en altura dominante para *Quercus faginea* Lam. en España. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 23:199-205.
- MAGRAMA. 2009. Resultados del IFN3 Palencia. Disponible online [[http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/34\\_Palencia\\_tcm7-167049.pdf](http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/34_Palencia_tcm7-167049.pdf)]
- MAGRAMA. 2014 (a). Diario Oficial de la Unión Europea. Reglamentos. Disponible online [[http://aplicaciones.magrama.es/documentos\\_pwe/legisla/rgto\\_702\\_2014\\_aber.pdf](http://aplicaciones.magrama.es/documentos_pwe/legisla/rgto_702_2014_aber.pdf)]
- MAGRAMA. 2014 (b). Historia del Inventario Forestal Nacional de España. Área de Biodiversidad. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente de España. Disponible online [[http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventario-forestal-nacional/index\\_historia\\_inventario\\_forestal\\_espana.aspx](http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventario-forestal-nacional/index_historia_inventario_forestal_espana.aspx)]
- Maestre F., Rodríguez F., Bautista S., Cortina J., Bellot J. 2005. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecol* 179:133-147.
- Martín-Queller E., Torras O., Alberdi I., Solana J., Saura S. 2011. Large-scale determinants of diversity across Spanish forest habitats: accounting for model uncertainty in compositional and structural indicators. *Forest System* 20(1):151-164.
- Metzger M., Bunce R., Jongman R., Múcher C., Watkins J. 2005. A climatic stratification of the environment of Europe. *Global Ecology and Biogeography* 14:549-563.
- Nanos N., Calama R., Montero G., Gil L. 2004. Geostatistical prediction of height/diameter models. *Forest Ecology and Management* 195:221-235.
- Nanos N., Pardo F., Alonso Nager J., Pardos J.A., Gil L. 2005. Using multivariate factorial kriging for multiscale ordination: a case study. *Canadian Journal of Forest Research* 35:2860-2874.

- Økland R.H. 1990. Vegetation ecology: theory methods and applications with reference to Fennoscandia *Sommerfeltia* Suppl. 1, 1-233.
- Oksanen J., Michin P. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling* 157: 119-129.
- Palacios Rodríguez A., Román Ortega B., García Cisnal C. (coord.) 2011. Diagnóstico ambiental de la provincia de Palencia, Volumen II Biodiversidad. Diputación de Palencia.
- Palahi M., Pukkala T., Trasobares A. 2006. Modelling the diameter distribution of *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra* and *Pinus halepensis* forest stands in Catalonia using the truncated Weibull function. *Forestry* 79 (5):553-562.
- Park J., Lee E. 2014. Geostatistical analyses and spatial distribution patterns of tundra vegetation in Council, Alaska. *J. Ecol Environ* 37(2):53-60.
- Perelman S., Batista W., León R. 2005. Métodos para el estudio de la vegetación. En: Oosterheld M., Aguiar M., Ghersa C., Paruelo J.M. (eds.), La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Facultad de Agronomía-Universidad de Buenos Aires, Argentina, pp. 321-350.
- Pino Vilalta J. 2013. Cambios de usos del suelo y ensamblaje de las comunidades forestales ibéricas: de la colonización a la invasión. Libro de resúmenes del XI Congreso Nacional de la Asociación Española de la Ecología Terrestre. Pamplona-Iruña.
- Piqué M., Vericat P., Saura S., Torras O., Cervera T. 2009. Establecimiento de tipologías forestales como herramienta para la elaboración de orientaciones regionales de gestión forestal. *Actas V Congreso Forestal Español*, Ávila.
- Puerta-Piñeiro C., Basnou C., Isern R., Espelta J., Pino J. 2013. Crédito de inmigración y ensamblaje de las comunidades leñosas en bosques nuevos ibéricos: aportación de los inventarios forestales y los mapas históricos. Libro de resúmenes del XI Congreso Nacional de la Asociación Española de la Ecología Terrestre. Pamplona-Iruña.
- Ramírez Cisneros J., Fernández-Manso A., Núñez Llamas J., Fernández-Manso O., Blanco-Martínez J., Castedo Dorado F. 2005. Aplicación de técnicas geoestadísticas en la elaboración de cartografías de existencias a nivel comarcal. *Actas de la I Reunión de Inventario y Teledetección Forestal-Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 19:169-173.
- Rees M, Grubb P, Kelly D. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of four-species guild of winter annuals. *American Naturalist* 147:1-32.
- Reque Kilchenmann J. 2004. Modelo estático de producción para masas naturales de *Quercus petraea* en la cordillera cantábrica. Aplicación de la base de datos del Segundo Inventario Forestal Nacional. *Actas de la Reunión de Modelización Forestal-Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 18:185-192.
- Rodríguez Guitián M., Rigueiro Rodríguez A., Ferreiro da Costa J. 2005. Caracterización dasométrica de las formaciones arboladas autóctonas presentes en el subsector Galaico-Asturiano Septentrional (NW ibérico) a partir del IFN3 y comparación con otra fuente de datos. *Actas IV Congreso Forestal Español*, Zaragoza.
- Roig S., Alonso-Ponce R., del Río M., Montero G. 2006. Tipología dasométrica de masas puras y mixtas de sabinas albar (*Juniperus thurifera* L.) españolas. *Actas del III Coloquio Internacional sobre los sabinares y enebrales (género Juniperus): ecología y gestión sostenible*, Soria, Vol. II:177-185.
- Robertson G.P. 1987. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. *Ecology* 68: 744-748.
- Rondeaux J. 1999. Inventarios forestales y biodiversidad. *Unasylva* 196 (50-1):35-41.
- Rossi R., Mulla D., Journel A., Franz E. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62(2): 277-314.
- Rubio A., Sánchez-Palomares O. 2006. Physiographic and climatic potential areas for *Fagus sylvatica* L. based on habitat suitability indicator models. *Forestry* 79 (4):439-451.



- Ruiz Benito P., Gómez-Aparicio L., Paquette A., Messier C., Kattge J., Zabala M. 2013. El papel de la diversidad funcional en la productividad y almacenamiento de carbono: mecanismos de complementariedad y selección en los bosques Ibéricos. Libro de resúmenes del XI Congreso Nacional de la Asociación Española de la Ecología Terrestre. Pamplona-Iruña.
- Ruiz de la Torre J. 2002. Vegetación forestal española. En: Pineda F., de Miguel J., Casado M., Montalvo J. (coord.), La diversidad biológica de España. Prentice Hall, Madrid, pp. 65-79.
- Ruiz Potosme N., Sánchez Sastre L., Hernández Navarro S., García Fuentes J., Bravo Sánchez C., Martín Gil J. *et al.* 2013. Análisis de la dispersión espacial de las especies forestales, utilizando parcelas del Inventario Forestal Nacional (IFN). Actas VI Congreso Forestal Español, Vitoria-Gasteiz, pp.1-17.
- Sainz Ollero H., Sánchez de Dios R. 2011. La diversidad de los paisajes españoles. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural 9:109-155.
- Sánchez-Salguero R., Navarro-Cerrillo R., Camarero J., Fernández-Cancio A., Swetnam T., Zavala M. 2012. Vulnerabilidad frente a la sequía de repoblaciones de dos especies de pinos en su límite meridional en Europa. Ecosistemas 21(3):31-40.
- Seco Granja R., Ribeiro Seijas A., Elena Roselló R, Martín Isabel M. 2012. Aplicación de un SIG al análisis de datos de incendios forestales. Revista Montes, 2º Trimestre 109:28-32.
- Serrada R. 2008. Influencia de los factores ecológicos en la vegetación. En: Apuntes de Silvicultura. EUIT Forestal, Madrid, pp. 83-132.
- Shiefert A., Ravenscroft C., Althoff D., Alvarez-Yepiz J., Carter B., Glennon K., Mason Heberling J., Jo I.S., Pontes A., Sauer A., Willis A., Fridley J. 2012. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. Journal of Vegetation Science 23:942–951.
- Soil Survey Staff 2010. Keys to Soil Taxonomy, 11<sup>th</sup> ed. United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service. Washington, DC.
- Tejero de la Cuesta J. (Coord.). 1988. Análisis del medio físico de Palencia: delimitación de unidades y estructura territorial. Junta de Castilla y León, Consejería de Fomento.
- Terradas J., Salvador R., Vayreda J., Lloret F. 2004. Maximal species richness: an empirical approach for evaluating woody plant forest biodiversity. Forest Ecology and Management 189:241-249.
- Torras O., Gil A., Saura S. 2012. Changes in biodiversity indicators in managed and unmanaged forests in NE Spain. Journal of Forest Research 17(1):19-29.
- Torras O., Martín-Queller E., Saura S. 2009. Relating landscape structure, environment and management to biodiversity indicators estimated from forest inventory data in Catalonia (NE Spain). Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales 18(3):322-337.
- Torras O., Saura S. 2008. Effects of silvicultural treatments on forest biodiversity indicators in the Mediterranean. Forest Ecology and Management 255:3322-3333.
- Turnbull L., Coomes D., Hector A., Rees M. 2004. Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. Journal of Ecology 92:97-109.
- Urli M., Delzon S., Eyermann A., Couallier V., García-Valdés R., Zavala M.A., Porté A.J. 2014. Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains. Journal of Vegetation Science 25:147-159.
- Urbieto I., Zavala M., Marañón T. 2004. Distribución y abundancia de alcornoque (*Quercus suber* L.) y quejigo (*Quercus canariensis* Willd.) y su relación con factores ambientales en la provincia de Cádiz. Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural (España) 4:181-187.
- Vallejo R., Villanueva J. 2002. El banco de datos de la naturaleza y el Inventario Forestal Nacional. En: Bravo F., Del Río M., Del Peso C. (eds.), El Inventario Forestal Nacional Elemento clave para la gestión forestal sostenible. Fundación General Universidad de Valladolid, Ministerio de Medio Ambiente de España, pp. 9-18.

- Vayreda J., Gracia M., Martínez-Vilalta J., Retana J. 2013. Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain. *Journal of Biogeography* 40(7):1252-1265.
- Vayreda J., Martínez-Vilalta J., Gracia M., Retana J. 2012. Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology* 18 (3):1028-1041.
- Vázquez de la Cueva A. 2005. Variabilidad de la respuesta espectral de tres tipos de vegetación seleccionados de parcelas del IFN3. XI Congreso Nacional de Teledetección, Tenerife, pp. 113-116.
- Villanueva Aranguren J. 2002. Inventario Forestal Nacional de España-Historia y futuro. *Revista cuatrimestral de Geografía, Universidad de Oviedo: Eria* 58: 246-249.
- Wabo E. 2003. Inventarios Forestales. *SAGPyA Forestal* 28:19-23.
- Wagner H. 2003. Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology* 84(4):1045-1057.
- Whittaker R. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42(2):207-264.

**Anexo 1.1.** Listado de algunas de las publicaciones, correspondientes al periodo 2004-2014, que toman como base de datos el IFN en España (año, autor, título de artículo), indicando además sus principales objetivos. Las referencias completas se recogen en el apartado *Referencias* del presente capítulo.

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
España peninsular	Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains	Los autores analizan los datos de presencia-ausencia mediante dos muestreos sucesivos del IFN en cinco especies de árboles Fagaceae (dos templados: <i>Fagus sylvatica</i> y <i>Quercus petraea</i> , un sub-Mediterráneo: <i>Q. faginea</i> y dos Mediterráneos: <i>Q. suber</i> y <i>Q. ilex</i> ) en dos cadenas montañosas (Pirineos y el sistema Ibérico). Usaron un modelo asimétrico para las estimaciones de altitud óptima y los cambios en la probabilidad de presencia a lo largo del gradiente altitudinal, para demostrar que los cambios en la distribución altitudinal podrían ocurrir durante un período de tiempo de 10 años para las especies de árboles ubicados en el límite sur de su distribución, como algunos robles templados y sub-mediterráneos, mientras que no se detectó ningún movimiento para robles mediterráneos en el núcleo de su área de distribución.	Urli <i>et al.</i> (2014)
Galicia	National Forest Inventory and forest observational studies in Spain: Applications to forest modeling	Este artículo discute las ventajas y desventajas de Estudios Forestales Observacionales (EFO) y los datos de Inventario Forestal Nacional (IFN) para el desarrollo de modelos forestales; presentando un ejemplo de sinergia entre EFO y NFI para el desarrollo de modelos de crecimiento dinámico para bosques manejados intensivamente en la eco-región del Atlántico destacando que la combinación de PP y IFN permite el perfeccionamiento de los modelos.	Álvarez-González <i>et al.</i> (2014)
Cataluña, Navarra y Aragón	Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) mixed stands	Se analiza el tamaño simétrico vs tamaño-asimétrico y la competencia intra-vs inter-específica en hayas ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) en rodales mixtos en los Pirineos. Para ello se toman de los datos de área basal y de competencia del IFN. Los resultados indican que el tamaño es más fuerte que la competencia en las mezclas de especies con hayas, destacando la importancia de la luz en la competencia.	Del Río <i>et al.</i> (2014)
Castilla y León, Madrid, Castilla La Mancha	Historical forest biomass dynamics modeled with Landsat spectral trajectories	Se realiza una estimación de biomasa con el fin de establecer una línea de base histórica y permitir el informe de cambios que pudieran existir. En esta investigación, se utilizan trayectorias espectrales temporales (tomadas de imágenes satelitales) para informar sobre el estado de desarrollo del bosque de sucesión con apoyo de la modelización, la cartografía histórica de biomasa de pinos mediterráneos en el centro de España, y los rasgos de las parcelas individuales aportados por el IFN.	Gómez <i>et al.</i> (2014)

Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Navarra	Assessing changes in species distribution from sequential large-scale forest inventories	Los autores para evaluar los cambios espacio-temporales en la distribución de especies desarrollan un enfoque basado en el método kriging universal. Realizaron una comparación de los modelos de distribución de especies de los diferentes ciclos de IFN y sin tener en cuenta las diferencias en los sistemas de muestreo utilizados. Además, utilizan un enfoque de intervalo de confianza para evaluar los cambios significativos en la distribución de especies. El enfoque se aplica a algunos de los más meridionales poblaciones de <i>Pinus sylvestris</i> y <i>Fagus sylvatica</i> en los Pirineos occidentales durante los últimos 40 años.	Hernández <i>et al.</i> (2014)
España peninsular	Interspecific differences in tree growth and mortality responses to environmental drivers determine potential species distributional limits in Iberian forests	Se proyectan modelos de distribución de especies mediante la integración de datos de crecimiento y mortalidad de los árboles con técnicas y modelos de nichos, sobre la base del Segundo y el Tercer IFN.	Benito-Garzón <i>et al.</i> (2013)
Cataluña	Estima de la biomasa arbórea a partir de datos de inventarios forestales en relación con variables topo-climáticas e índices de vegetación	Con el objetivo de mejorar la predicción forestal para conseguir una cartografía de la biomasa arbórea, utilizan un modelo general lineal combinando variables topográficas, climáticas, de tipo de vegetación y un amplio conjunto de índices de vegetación derivados de imágenes Landsat ETM+. La validación del modelo generado respecto a la verdad terreno, que lo constituyen las parcelas del IFN3, se realiza a partir de submuestras independientes seleccionadas al azar.	Duane Bernedo <i>et al.</i> (2013)
Galicia	Monitoring an invasion: understanding the evolution and the determinant processes of current distribution of <i>Acacia dealbata</i> Link. and <i>Acacia melanoxylon</i> R. Br. In W.T.Aiton in NW Spain	Especies de <i>Acacia</i> se encuentran entre algunas de las plantas no nativas más extendidas en Europa, y dos de las más agresivos son <i>A. dealbata</i> y <i>A. melanoxylon</i> . Sobre la base de la información del IFN3 e IFN4 y diversos registros cartográficos (atlas botánicos, incendios bases de datos) de Galicia, este trabajo trata de responder: ¿Cuál ha sido la evolución de estas dos especies en la última década? ¿Qué tipos de bosques son más susceptibles a la invasión? ¿Cuáles son los factores más determinantes que influyen en su propagación?	Hernández Mateo <i>et al.</i> (2013)
España peninsular	Crédito de inmigración y ensamblaje de las comunidades leñosas en bosques nuevos ibéricos: aportación de los inventarios forestales y los mapas históricos	Este trabajo evalúa el crédito de inmigración y los patrones de ensamblaje de las especies leñosas en los bosques de la península Ibérica, mediante la combinación de mapas de cubiertas y usos del suelo históricos (1956) y actuales (2005) y las parcelas IFN3, comentando las implicaciones ecológicas de los resultados obtenidos.	Puerta Piñero <i>et al.</i> (2013)
España peninsular	Cambios de usos del suelo y ensamblaje de las comunidades forestales ibéricas: de la colonización a la invasión	Los autores profundizan en las diversas trayectorias de ensamblaje de las nuevas comunidades leñosas surgidas de los recientes cambios de usos del suelo en la península, presentando algunos resultados basados en la combinación de cartografía histórica y actual, como también datos del IFN3 y de muestreos locales sobre formaciones leñosas diversas.	Pino Vilalta (2013)

## Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Castilla y León	Análisis de la dispersión espacial de las especies forestales, utilizando parcelas del inventario forestal nacional	Analiza la dispersión espacial de seis especies forestales y comprueba el efecto de la escala en función de atributos espaciales (principal, acompañante y presencia) empleando sistemas de información geográfica.	Ruíz Potosme <i>et al.</i> (2013)
España peninsular	Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain	El objetivo de esta investigación ha sido identificar y explorar los factores que influyen en el regenerado forestal de las principales especies de <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i> y de <i>Fagus</i> en toda España, en la fase de transición de jóvenes a adultos. Para ello consideraron la red de parcelas permanentes del IFN. Los resultados muestran una tasa de regeneración más alta para frondosas que para los pinos.	Vayreda <i>et al.</i> (2013)
Galicia	La estimación de la biodiversidad forestal en el Inventario Forestal Nacional. Aplicación en el IFN-4 en Galicia.	El artículo describe la evolución y el desarrollo de la metodología llevada a cabo hasta el momento para la estimación de la biodiversidad forestal en el IFN. Además, se detallan los resultados derivados de su aplicación en las formaciones forestales más representativas de Galicia.	Alberdi <i>et al.</i> (2012)
Asturias y Galicia	Shrub fuel characteristics estimated from overstory variables in NW Spain pine stands	En este estudio se determinó la relación entre la masa arbórea y las variables de arbustos de sotobosque de <i>Pinus pinaster</i> Ait., <i>Pinus radiata</i> D. Don y <i>Pinus sylvestris</i> L. a partir de datos del IFN, simulando el comportamiento del fuego de superficie y la iniciación de fuego de copas mediante modelos de regresión. Los resultados indican que el efecto de área basal sobre la iniciación de fuego de copas es insignificante, y es poco probable que aumente la eficacia de extinción de incendios, al menos en los rodales jóvenes.	Castedo-Dorado <i>et al.</i> (2012)
Murcia	An empirical mixed model to quantify climate influence on the growth of <i>Pinus halepensis</i> Mill. stands in South-Eastern Spain	Un modelo mixto de crecimiento para <i>P. halepensis</i> incluyendo las variables climáticas se presenta en este trabajo. Las estimaciones de crecimiento se basan en los datos del IFN. Los resultados obtenidos muestran que una disminución de la precipitación de aproximadamente 5 % conduce a una disminución en el crecimiento del volumen de 5,5 a 7,5 % dependiendo de la calidad del sitio.	Condés & García-Robredo (2012)
Castilla y León (Soria)	Mapping fire risk in the Model Forest of Urbión (Spain) based on airborne LiDAR measurements	Este estudio se propone un marco metodológico para combinar datos LiDAR con modelos de comportamiento del fuego con el fin de evaluar el riesgo de incendios a nivel de paisaje para la gestión forestal y la planificación. La fase de modelado se basó en 160 parcelas de muestreo de campo del IFN, como datos verdad-terreno.	González-Olabarria <i>et al.</i> (2012)

Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Andalucía (Almería)	Vulnerabilidad frente a la sequía de repoblaciones de dos especies de pinos en su límite meridional en Europa	En este trabajo se analiza el impacto de diversas sequías (1994, 1995, 1999 y 2005) sobre el crecimiento radial y el vigor de <i>Pinus sylvestris</i> y <i>Pinus nigra</i> , en zonas semiáridas del sudeste de la Península Ibérica (Sierra de los Filabres), cerca de su límite meridional de distribución. Se usaron datos dendrocronológicos y de defoliación para cuantificar, por medio de modelos logísticos y modelos lineales mixtos, las respuestas del crecimiento y vigor de los árboles, a escalas de individuo y especie, respecto a la estructura del rodal, las condiciones del sitio (intensidad de competencia) y la sequía. También se realizó un muestreo estratificado por especie y grados de decaimiento distribuido por la totalidad de repoblaciones presentes siguiendo la malla del IFN2.	Sánchez-Salguero <i>et al.</i> (2012)
España peninsular	Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests	Los autores usan la extensa red de parcelas de dos IFN consecutivos para identificar los factores que determinan la variación espacial del cambio de stock de Carbono (bajo y sobre el suelo), el crecimiento y la tasa de mortalidad de los bosques en España peninsular.	Vayreda <i>et al.</i> (2012)
Páramos y Valles de Castilla y León, y Cordillera Central Ibérica	Can we get an operational indicator of forest carbon sequestration?: A case study from two forest regions in Spain	Dos áreas de bosque en el norte y centro de España fueron elegidos como áreas piloto para probar el uso del IFN para calcular los sumideros forestales de carbono de la biomasa a nivel operativo. Se utilizaron datos del Segundo y Tercer IFN, respectivamente, junto con ecuaciones de biomasa. Los resultados obtenidos indican que los dos ecosistemas forestales en las dos áreas consideradas, son sumideros de carbono en la biomasa de los árboles.	Herrero & Bravo (2012)
Cataluña	Changes in biodiversity indicators in managed and unmanaged forests in NE Spain	En este estudio, analizan a corto plazo (11 años) la evolución de los bosques en la región de Cataluña y el papel de la gestión, mediante la comparación de los siete indicadores de biodiversidad estimados a partir de 7.664 parcelas del 2 y 3 IFN. Evalúan los cambios en las parcelas, gestionadas y no gestionadas, con diferentes tratamientos silvícolas, y consideran el efecto de la densidad de la masa y la propiedad de la tierra en estas dinámicas.	Torras <i>et al.</i> (2012)
España peninsular	Aplicación de un SIG al análisis de datos de incendios forestales	En este artículo se presenta una metodología para la obtención de mapas temáticos asociados al suceso incendio forestal. El análisis se realiza para el período 1995-2004 a partir de tres bases de datos: los "partes de incendios" de la Dirección General del Medio Natural y Política Forestal, uso de suelo a través de CORINE LAND COVER 2000, y la información sobre el tipo de propiedad de cada monte obtenida del IFN2.	Seco Granja <i>et al.</i> (2012)

## Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Aragón	Estimación del potencial energético de los pinares de la provincia de Teruel mediante Teledetección	Este artículo presenta una metodología para evaluar la biomasa residual de los pinares de la provincia de Teruel (España) relacionando datos de esta fracción de biomasa calculados sobre parcelas del IFN2, con una imagen Landsat coetánea a las labores de campo del inventario. Ensayan tres métodos distintos de extracción de la información espectral. Una vez validadas las ecuaciones obtenidas con estos tres métodos, la mejor es aplicada sobre una imagen Landsat más reciente, obteniendo así la cantidad potencial de este recurso (5.449.252 toneladas) y cartografía precisa sobre su distribución en el territorio turolense.	García-Martín <i>et al.</i> (2011)
La Rioja, Madrid, Galicia, Asturias, Cantabria, Navarra, Cataluña, Extremadura y Murcia	Large-scale determinants of diversity across Spanish forest habitats: accounting for model uncertainty in compositional and structural indicators	Desde una perspectiva de paisajes profundizan en el conocimiento de factores, que a grandes escalas espaciales influyen sobre la biodiversidad forestal considerando más de 30 mil parcelas del IFN en un amplio rango latitudinal y altitudinal. Exploran la respuesta de la biodiversidad frente a diversas variables ambientales y de configuración del paisaje, a través de modelos de regresión lineal múltiple evaluados con el criterio de Akaike.	Martin-Queller <i>et al.</i> (2011)
España peninsular	Review of monitoring and assessing ground vegetation biodiversity in national forest inventories.	Se revisan los métodos de coleccionar y muestrear información en los IFNs, con énfasis en la información que brinda y debe ofrecer el IFN sobre la vegetación de sotobosque como indicadora de biodiversidad, en el contexto de políticas forestales europeas.	Alberdi <i>et al.</i> (2010)
Castilla y León	Propuesta tipológica forestal para los bosques de <i>Quercus pyrenaica</i> de la comarca del Bierzo del noroeste de España, empleando análisis multivariante	Se propone una tipología para <i>Quercus pyrenaica</i> en la comarca del Bierzo, aplicando estadística multivariante a las parcelas del IFN3, del cual también se toman seis variables descriptoras fueron encontrados seis tipos que describen adecuadamente las condiciones de dehesas, latizales puros o degradados y bosques mixtos que han sido propuestos con frecuencia para la Comunidad de Castilla y León. Esta metodología permitió además establecer una clave dicotómica para asignar nuevas situaciones a los tipos propuestos, mediante el uso de parámetros cuantitativos diferenciadores y de fácil observación en campo.	Cruz <i>et al.</i> (2009)

Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Cataluña	Relating landscape structure, environment and management to biodiversity indicators estimated from forest inventory data in Catalonia (NE Spain)	Se analizan las relaciones entre seis indicadores de biodiversidad forestal relacionados con el estrato arbóreo y arbustivo, estimados a partir de un amplio conjunto de parcelas del tercer IFN, y variables de estructura del paisaje, ambientales y de gestión mediante el método de la partición de la variación.	Torras <i>et al.</i> (2009)
Castilla y León	Individual-tree diameter growth model for rebollo oak ( <i>Quercus pyrenaica</i> Willd.) coppices	En este estudio, un modelo mixto de distancia independiente fue desarrollado para predecir el crecimiento en diámetro de los árboles individuales, en roble mediterráneo ( <i>Quercus pyrenaica</i> Willd.). Los datos utilizados para construir el modelo procedían de 41 parcelas permanentes que pertenecen a la red del IFN, pues aportan los datos básicos de campo para las predicciones.	Adame <i>et al.</i> (2008)
Cantabria	Caracterización selvícola de los hayedos cantábricos: influencia de las condiciones de estación y los usos antrópicos	En este trabajo el objetivo fue la descripción de las diferentes estructuras forestales que se presentan los hayedos cantábricos y su relación con las estaciones forestales y la influencia del uso humano en éstas. Se realizó inicialmente una tipología de masas de haya para posteriormente analizar su relación con diferentes clasificaciones ecológicas elaboradas de manera previa. La base de partida para la caracterización de los hayedos ha sido la información dasométrica del IFN3 en aquellas parcelas de la Cordillera Cantábrica en las que el haya fuera especie dominante.	Gómez-Manzanedo <i>et al.</i> (2008)
Cataluña	Effects of silvicultural treatments on forest biodiversity indicators in the Mediterranean	Los autores analizan los efectos de los diferentes tratamientos selvícolas de regeneración en seis bosques considerando como indicadores de biodiversidad a los árboles maduros, abundancia de arbustos, riqueza de especies de arbustos, la riqueza y diversidad de especies de árboles; estos datos se analizan a partir de un conjunto de 9.808 parcelas del Tercer IFN. Los resultados indican que la corta disminuyó la riqueza de especies arbóreas, mientras que las parcelas con cortas seleccionadas tuvieron mayor riqueza de especies de arbustos y árboles y la diversidad de especies de árboles, lo cual es consistente con la hipótesis de disturbio intermedio, el cual establece que la diversidad es mayor en los niveles de perturbación intermedios.	Torras & Saura (2008)
Cataluña	Predicting stand damage and tree survival in burned forests in Catalonia (North-East Spain)	El estudio desarrolla modelos para predecir la supervivencia de los árboles después de los incendios en Cataluña. Los modelos se basan en el 2 y 3 IFN y datos de incendios que se ha producido en Cataluña entre ambos inventarios. De acuerdo con los modelos de supervivencia a nivel de árbol, los árboles en rodales con una alta área basal, un tamaño medio de grandes árboles y una pequeña variabilidad en diámetros de árboles tienen una alta probabilidad de supervivencia. Otro resultado del estudio es la excepcionalmente buena capacidad de supervivencia post-incendio de <i>Pinus pinea</i> y <i>Quercus suber</i> .	González <i>et al.</i> (2007)



## Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Castilla y León	Caracterización y tipificación de las masas con sabina ( <i>Juniperus thurifera</i> L.) de Castilla y León	El objetivo de este trabajo fue realizar una tipificación de las masas de sabina albar, en función de su estructura, potencialidades, usos preferentes y, a partir de ello generar un modelo de gestión sostenible. Para ello los autores tomaron como muestra 856 parcelas del IFN3 con algún pie con sabina albar. Lograron establecer seis clases, y asimismo realizaron una clave dicotómica con las variables del IFN para utilizar esa clasificación y representarla sobre las clases del Mapa Forestal.	Cabrerizo Soria <i>et al.</i> (2006)
España peninsular	Relaciones de competencia interespecifica en sabinas albares ( <i>Juniperus thurifera</i> L.) de la península ibérica. Una aproximación fitoclimática	A partir de datos de parcelas de muestreo del IFN2 se seleccionaron 1.119 puntos con presencia natural de <i>Juniperus thurifera</i> como especie principal de la formación forestal, mediante el software BASIFOR. El estudio muestra un avance en el conocimiento fitoclimático de las relaciones de competencia de los sabinas albares con otras formaciones forestales desde el punto de vista fitoclimático.	García López & Allue Camacho (2006)
España peninsular	Assessing forest carbon sinks in Spain using satellite images	El presente trabajo se centra en las capacidades de datos de teledetección y técnicas estadísticas para ayudar en el seguimiento de los ecosistemas forestales como sumideros de carbono, tomando como datos verdad-terreno los proporcionados por el 2 y 3 IFN. Las relaciones estadísticas entre los datos del IFN y los índices espectrales de vegetación fueron significativas y podrían utilizarse para predecir biomasa forestal a nivel nacional.	González-Alonso <i>et al.</i> (2006)
Castilla y León (Ávila)	Los enebrales de <i>Juniperus oxycedrus</i> L. en el paisaje forestal del valle del Alberche (Ávila)	Se hace un análisis de la presencia de la especie y de la estructura forestal que presentan las masas a partir de las bases de datos del Inventario Forestal Nacional y el Mapa Forestal, complementando la información con las referencias históricas y de usos en la comarca de estudio. Con las principales variables dasométricas del IFN y datos históricos y de uso de la especie se evalúa, a grandes rasgos, la evolución del paisaje forestal y el papel de esta masa de enebrales.	del Peso Taranco & Bravo-Oviedo (2006)
España peninsular	Tipología dasométrica de masas puras y mixtas de sabina albar ( <i>Juniperus thurifera</i> L.) españolas	A partir de la información dasométrica del IFN han seleccionado una muestra aleatoria de 500 parcelas con sabina albar y tras un análisis de componentes principales realizan una clasificación ascendente para definir los grupos de sabinas. La tipología realizada discrimina claramente masas regulares de irregulares, masas mixtas y dehesas con sabinas.	Roig <i>et al.</i> (2006)

Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Navarra	Physiographic and climatic potential areas for <i>Fagus sylvatica</i> L. based on habitat suitability indicator models	Se analiza el hábitat fisiográfico y climático de <i>Fagus sylvatica</i> L. en Navarra, usando datos de parcelas del NF12. Con los valores de los parámetros utilizados y en base a la posición del valor del parámetro desarrollan un índice de idoneidad para cada parámetro. También evalúan la idoneidad del sitio, según sean más favorable para introducir o reforestar con hayas por medio de un indicador de adecuación del hábitat, y que se pueden integrar en un sistema de información geográfica, obteniendo mapas que son validados mediante la comparación con la vegetación actual y de vegetación potencial, pues el objetivo fue proponer una metodología para el mapeo de la fisiografía con el fin de hacer modelos de aptitud de prácticas más accesibles a los gestores forestales.	Rubio & Sánchez Palomares (2006)
Cataluña	Modelling the diameter distribution of <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Pinus nigra</i> and <i>Pinus halepensis</i> forest stands in Catalonia using the truncated Weibull function	En esta investigación se desarrollaron modelos de parámetros para la distribución del diámetro de la zona basal del rodal. Los datos se obtuvieron de las parcelas permanentes de muestreo en Cataluña, del IFN. Un total de 1.780 distribuciones de <i>P. sylvestris</i> , 1204 distribuciones de <i>P. nigra</i> y 1535 la distribución de <i>P. halepensis</i> . Comprobándose que los modelos permiten la predicción de distribución del diámetro a partir de información de inventarios.	Palahi <i>et al.</i> (2006)
España peninsular	El estudio de la biodiversidad en el tercer inventario forestal nacional	Se describen los indicadores seleccionados para la estimación y valoración de la biodiversidad utilizando la información obtenida en las parcelas muestreadas en el Tercer Inventario Nacional Forestal, con apoyo del Mapa Forestal Nacional.	Alberdi <i>et al.</i> (2005)
Cataluña	La geoestadística como herramienta de análisis espacial de datos de Inventario Forestal	En este trabajo se presenta una síntesis de los fundamentos de los métodos geoestadísticos de estimación y simulación y su aplicación al análisis de datos de parcelas del inventario forestal de Cataluña. Particularmente, se estudia el problema de creación de mapas temáticos mediante la aplicación de dichos métodos geoestadísticos.	Chica-Olmo (2005)
Aragón	Estimación de la biomasa residual forestal mediante técnicas de teledetección y SIG en masas puras de <i>Pinus halepensis</i> y <i>P. sylvestris</i>	El objetivo del presente trabajo es la determinación de las relaciones existentes entre la biomasa residual forestal de dos especies arbóreas - <i>Pinus sylvestris</i> y <i>P. halepensis</i> - y los datos de imágenes Landsat TM para la provincia de Teruel. La biomasa residual forestal se calculó, para las parcelas del IFN-2 que presentan una masa pura de alguna de las especies de pino citadas, mediante la introducción en la aplicación BASIFOR de las regresiones obtenidas a partir del muestreo de 89 pies.	García Martinet <i>al.</i> (2005)

## Anexo 1.1 (continuación)

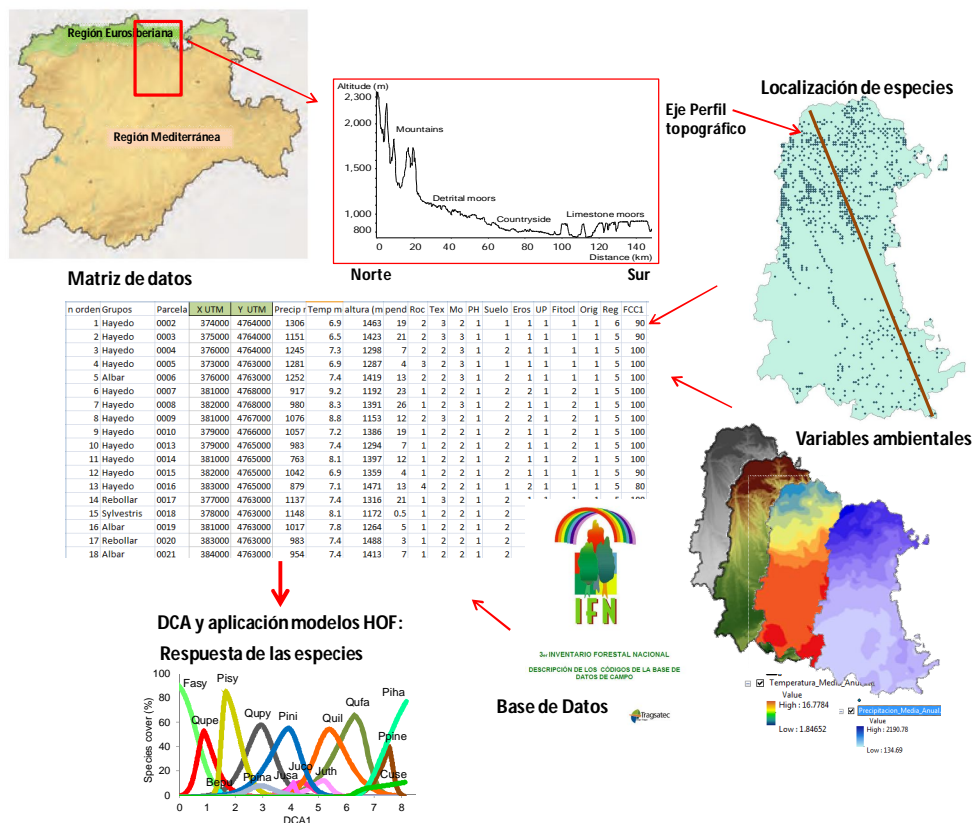
Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Castilla y León	Los sabinares albares de <i>Juniperus thurifera</i> L.: estructura y dinámica de una formación difusa en las llanuras del centro de la Cuenca del Duero	En este trabajo, partiendo de los datos básicos de 10 parcelas del IFN2 con sabinares, localizan en campo los árboles con un diámetro normal igual o superior a 5 cm para extraerles un testigo con el objeto de proceder a la lectura de los anillos de crecimiento y así estimar su edad. Posteriormente con los datos dasométricos del IFN más los datos tomados en campo, se orienta el trabajo hacia la caracterización y comportamiento de la sabina desde el enfoque de la ecología forestal, la dasometría y la fitoecología, y con todo ello se realizan 10 inventarios florísticos con información biotípica, analizando también el patrón de distribución espacial.	Guerra Velasco (2005)
Castilla y León	Aplicación de técnicas geoestadísticas en la elaboración de cartografías de existencias a nivel comarcal	Con los datos de parcela del IFN2 de la Sierra de la Demanda burgalesa, se han ensayado distintas técnicas de análisis geoestadístico, tales como distintos métodos de interpolación confrontados mediante validación cruzada, presentando en general una mayor precisión frente a las técnicas determinísticas. El mejor resultado lo obtuvieron con el método "co-kriging universal", con ello posteriormente han elaborado una cartografía a escala 1:50.000 de las existencias de masas forestales en la región. Esta cartografía ha permitido a posteriori desarrollar una herramienta de planificación forestal comarcal.	Ramírez Cisneros <i>et al.</i> (2005)
Galicia y Asturias	Caracterización dasométrica de las formaciones arboladas autóctonas presentes en el subsector Galaico-Asturiano Septentrional (NW ibérico) a partir del IFN3 y comparación con otra fuente de datos	A partir de datos del IFN3 y de trabajos inéditos de diversos proyectos de investigación se discuten los principales parámetros dasométricos que caracterizan los bosques del NW ibérico y se relacionan los resultados con las formas de aprovechamiento selvícola.	Rodríguez Guitián <i>et al.</i> (2005)
Andalucía (Cádiz)	Distribución y abundancia de alcornoque ( <i>Quercus suber</i> L.) y quejigo ( <i>Quercus canariensis</i> Willd.) y su relación con factores ambientales en la provincia de Cádiz	A partir de datos del segundo IFN y tras el análisis de la influencia de varios factores ambientales, se determina el gradiente ambiental que indica una separación de nichos entre las dos especies a escala provincial.	Urbieta <i>et al.</i> (2005)
Castilla y León, Extremadura	Variabilidad de la respuesta espectral de tres tipos de vegetación seleccionados de parcelas del IFN3	En este trabajo a partir de una imagen Landsat ETM se evalúan las relaciones entre variables estructurales obtenidas de parcelas del IFN3 y la información derivada de la imagen. Los patrones de relación se analizan en tres tipos de vegetación dominante: <i>Pinus pinaster</i> , <i>Quercus ilex</i> y <i>Q. pyrenaica</i> .	Vázquez de la Cueva (2005)
Castilla y León (Segovia)	Geostatistical prediction of height/diameter models	Los autores parten de la idea de que los predictores empíricos de los efectos aleatorios de stands de un modelo mixto se pueden obtener utilizando la geoestadística cuando la correlación espacial está presente. Entonces utilizando la metodología propuesta (método kriging y co-kriging) tomaron los datos de altura/diámetro del IFN2 y obtienen curvas de altura / diámetro específicas del lugar sin medidas adicionales; en rodales puros de pino marítimo en Segovia.	Nanos <i>et al.</i> (2004)

Anexo 1.1 (continuación)

Comunidad Autónoma	Artículo	Comentarios	Autor, año
Cataluña	Maximal species richness: an empirical approach for evaluating woody plant forest biodiversity	A partir de datos del IFN se analizan las relaciones entre la riqueza y nueve variables ambientales y estructurales, seleccionando sólo tres (evapotranspiración potencial anual, cobertura del dosel y sotobosque) para modelar las relaciones con la máxima riqueza media de especies para varios sitios, así como los rangos de las condiciones ambientales. A continuación, utilizan la regresión lineal para comparar las especies medias máximas de más baja riqueza predicha por los modelos para cada sitio con los valores observados para un conjunto diferente de parcelas. El uso de información empírica de las parcelas proporciona información más integradora para la gestión, que los tradicionales estudios que se basan en el potencial distribución de las especies.	Terradas <i>et al.</i> (2004)
Cantabria	Modelo estático de producción para masas naturales de <i>Quercus petraea</i> en la cordillera cantábrica. Aplicación de la base de datos del Segundo Inventario Forestal Nacional	Las relaciones dendrométricas con las que se crearon las tablas de producción fueron calculadas a partir de la base de datos del Segundo IFN, y siguiendo las normas de selvicultura para la especie y la zona.	Reque Kilchenmann (2004)

# Capítulo 2

## Patrones de distribución de especies forestales a lo largo de un gradiente ambiental Atlántico-Mediterráneo:



## Un enfoque desde los inventarios forestales

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente manuscrito:

Olthoff A., Martínez-Ruiz C., Alday J.G. 2015. Distribution patterns of forest species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from forest inventory data. *Forestry*, doi:10.1093/forestry/cpv031



## Resumen

Este estudio tiene como objetivos la descripción de los patrones de distribución de las principales especies arbóreas forestales a lo largo de gradientes ambientales complejos, y la caracterización de sus nichos, a partir de datos de 772 parcelas del Tercer Inventario Forestal Nacional. A su vez se determina la contribución relativa de la variabilidad espacial y ambiental en la composición de dichas especies. Las variables ambientales espacialmente estructuradas y las variables espaciales a pequeña escala explicaron en mayor medida la distribución del estrato arbóreo en comparación con las variables espaciales a gran escala, lo que sugiere que la partición del nicho es el principal proceso que influye en la abundancia de las especies forestales a lo largo del gradiente estudiado. Sin embargo, los cambios en la composición florística fueron determinados principalmente por las diferencias topográficas-climáticas norte-sur (primera coenoclima), aunque la pendiente (inclinación del terreno) se relacionó también con la ubicación particular de algunas comunidades forestales. Las curvas de respuesta unimodales dominan a lo largo de los gradientes estudiados, con óptimos para distintas especies de árboles en diferentes puntos, proporcionando evidencia de cierta tasa de recambio de especies. Los nichos de especies arbóreas con características más similares se localizan más próximos entre ellos. Las especies de árboles que ocupan ambientes con fuerte contraste o ambientes transicionales tienen nichos más amplios, mientras que las especies que ocupan hábitats localizados mostraron nichos más estrechos. La metodología utilizada proporciona una evaluación objetiva de la forma de respuestas de las especies a lo largo de gradientes ecológicos complejos, así como de los factores espaciales y ambientales implicados en sus patrones de distribución, empleando bases de datos derivadas de los inventarios forestales nacionales. La descripción de los principales factores que determinan los gradientes y la distribución de las especies y sus características de nicho mejorará nuestra capacidad para discutir potenciales metas de gestión y conservación, o identificar amenazas derivadas de cambios en los usos de suelo y previsible cambio climático.

**Palabras clave:** coenoclinas; amplitud de nicho; procesos espaciales; topografía, clima, factores edáficos.

## Abstract

The aims of the study are the description of the distribution patterns of main forest tree species along complex environmental gradients and niche characterization, using the data from 772 plots from the third Spanish National Forest Inventory. Simultaneously, we would like to identify the relative contribution of spatial and environmental variation to the species compositional patterns. Spatially structured environmental and fine-scale spatial variables explained more tree compositional distribution than broad-scale spatial variables, suggesting that niche partitioning is the main process influencing forest species abundances along this gradient. However, vegetation compositional changes were mainly determined by the north-south topographic-climatic differences (primary coenocline), although steepness was also related to the particular location of some plant communities. Unimodal response curves dominate along the gradients, with tree species optima at different points, providing evidence of a sufficient amount of compositional turnover. Niche location of trait-related tree species is closely located. Tree species occupying environments with sharp contrast or transitional environments have broadest niches, whereas those species occupying localized habitats showed the narrowest niches. The methodology used provides an objective assessment of the shape of species' responses along complex ecological gradients, as well as of the spatial and environmental factors implicated in their distribution patterns using datasets from national forest inventories. The description of the main factors determining the gradients and the species distributions and niche characteristics will improve our ability to discuss potential conservation management goals or threats due to land uses changes and future climate change.

**Keywords:** coenoclines; niche width; spatial processes; topography, climate, edaphic factors.

## Introduction

One of the most important challenges facing plant ecology is to understand and predict the composition and dynamics of plant communities along environmental gradients. The processes and relationships that may be important in plant community assemblages along gradients are numerous (Keddy 1992). Plant species may respond to fine-scale variation in pH (Jansen & Oksanen 2013) and soil moisture and nutrients (Fischer *et al.* 2014). As well climatic factors may be important on broader scales (Siefert *et al.* 2012). However, these deterministic environmental constraints interact with stochastic spatial processes at broader and local scales (e.g. seed dispersal; Lewis *et al.*



2014); both processes have been shown to explain distribution patterns in community composition within a given gradient (Soininen *et al.* 2007). Thus, for both ecological and management perspectives it is interesting to study the plant species distribution patterns along complex environmental gradients mainly for two reasons: first, knowledge from species-spatial-environment relationships can be used (i) to improve woodland conservation management plans, (ii) to ensure successful ecological restoration plans (Onaindia *et al.* 2013) and (iii) to identify biodiversity and productivity patterns on forests (Fischer *et al.* 2014); second, by identifying the ecological niches of plant species it is possible to predict their potential response to climate change (Zonneveld *et al.* 2009). Accordingly, successful implementation of local and national woodland conservation management goals requires an understanding of the way in which environmental gradients influence the ability of species to persist (Granati 2014).

One key issue in most community compositional studies along large-scale gradients is the lack of empirical quantification of the strength of spatial and environmental processes (Meier *et al.* 2010). Knowledge of the relative contribution of spatial and environmental variation on the species compositional patterns along large-scale gradients would help forest managers to understand the processes that primarily maintain plant species patterns (e.g. broader spatial scales vs environmental variables), as well as give hints about why and how species might shift their ranges and niche breadths in the future. For example, this information may have an important effect on silvicultural works and planting decisions along the studied gradients considering both current and projected future climate.

A statistical approach to estimate the plant species response shape that may result from complex environmental gradients was suggested by Huisman *et al.* (1993), in which a set of hierarchical models are fitted by a Maximum Likelihood estimation (HOF models; HOF=Huisman-Olff-Fresco). A combined analysis of ordination coenoclines with HOF modelling of species behaviour has been increasingly used in the last decades (e.g. Oksanen & Minchin 2002; Jansen & Oksanen, 2013). Most of our current insights into species distribution patterns come from studying species-habitat associations at small local scales (Rydgren *et al.* 2003; Milder *et al.* 2013). However, this approach is rarely seen along broader environmental heterogeneous gradients, including climatic and geomorphological variation at regional scales (Hrivnák *et al.* 2014). This is mainly produced by a lack of vegetation and environmental data sources containing a large number of plots at the spatial scales needed to describe long species-environmental gradients. Nevertheless, the national forest inventories carried out in European countries every

10 years and especially in Spain provide quantitative data of forest species abundance and local environmental variables in several field plots across the whole country to be used, among other things, for describing the process (i.e. spatial and environmental) that drive the compositional shifts of woodland communities along long spatial environmental gradients. The Palencia province (northern Spain) provides an ideal case study to test woodland species distribution and niche characterization along broad heterogeneous environmental gradients, because it includes different biogeographic regions (Atlantic vs Mediterranean) and geo-morphological units (Cantabrian Range vs Castilian plateau). Simultaneously, this area shows a high tree species diversity from contrasting families such as conifer groups (*Pinus*, *Juniperus*) to broadleaf species (*Quercus*, *Fagus*), including tree species located at its southernmost distribution limit (*Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) or particularly relevant such as *Quercus pyrenaica* Willd., almost endemic of Iberian Peninsula (Ruiz de la Torre 2002). Assessment of the relative contribution of spatial and environmental variation on woodland vegetation distribution along this environmental gradient will provide a baseline to predict species dynamics to a series of conservation threats, such as land use change, global warming and exotic species invasion (Corney *et al.* 2004).

The aim of this study is to describe the distribution patterns of 15 main forest tree species (9 conifers of *Pinus* and *Juniperus* genera, 4 *Quercus* species and 2 broadleaf trees *Betula pubescens* Ehrh. and *Fagus sylvatica*) along the climatic and environmental gradient that appears from the north to the south in northern Spain, using the data from the third Spanish National Forest Inventory (3SNFI; 1997-2007). Simultaneously, we would like to identify the relative contribution of spatial and environmental variation to the species compositional patterns. As the climatic-environmental gradient selected is long (140 km), the prognosis was that most of the tree species would show a unimodal response curve, i.e. a skewed or symmetrical Gaussian response curve (Gauch & Whittaker 1972), letting us estimate the realized niche-width of each tree species from the HOF models. The species realized niche is conceived as a multidimensional response surface and is composed of both the fundamental requirements of the species and its function, e.g. interactions through competitive exclusion and facilitation with other species (e.g. Whittaker *et al.* 1973). Therefore, a species realized niche is usually much narrower than its theoretical niche width as it is forced to adapt its niche around superior competing species. Specifically, the objectives of this study were: (i) to identify the relative importance of spatial and environmental process (climatic, topographic and edaphic variables) explaining the forest species compositional shift across north-south gradient, (ii) to describe distribution patterns of main forest tree species along the north-south climatic

and environmental gradients (coenoclines) and (iii) to quantify species optima and niche widths across the main gradients.

## Material and methods

### *Study area*

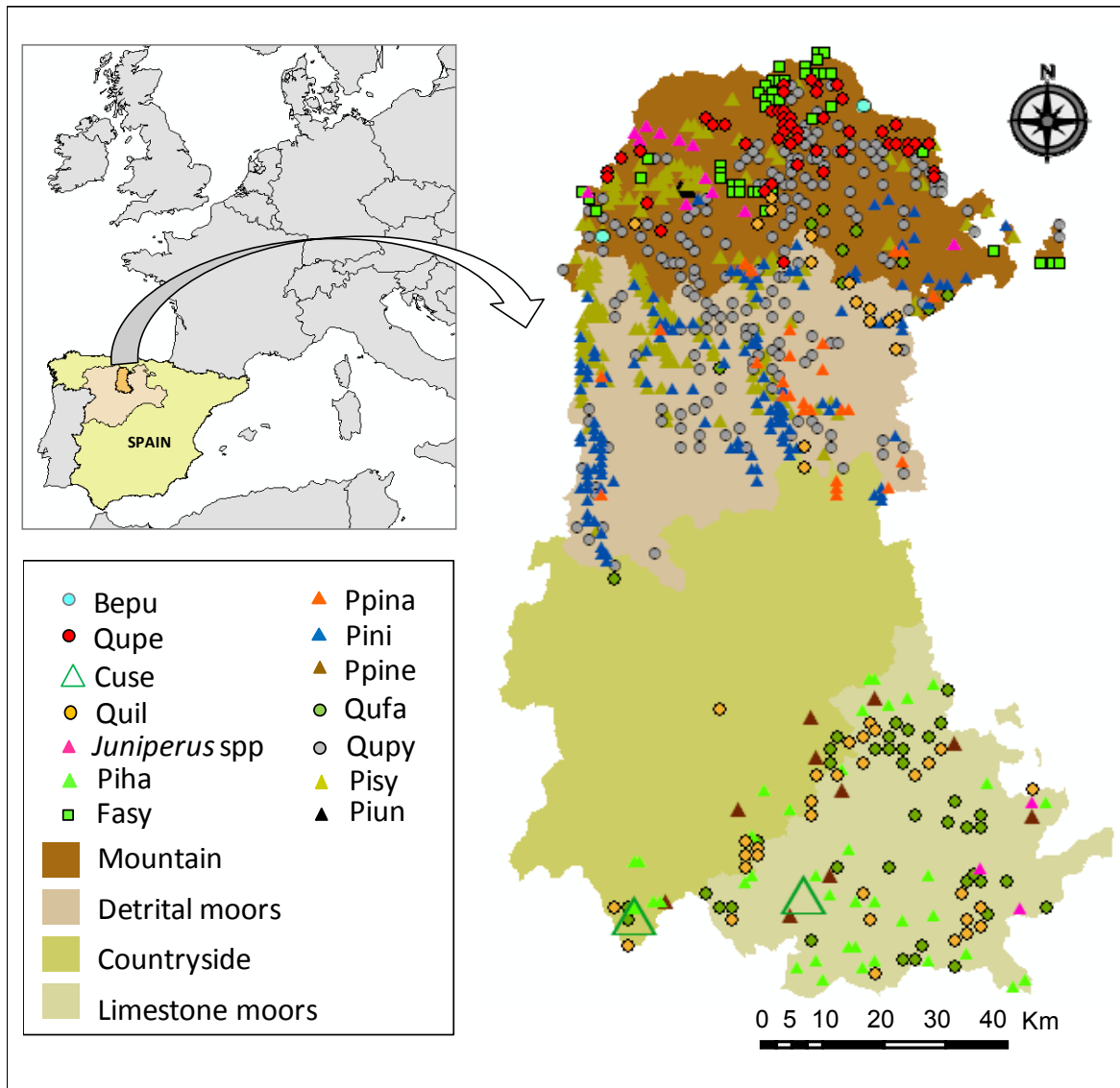
The climatic and environmental gradient studied runs from the north to the south of the Palencia province (northern Spain; 43°04'N and 41°46'N latitude and 3°53'W and 5°02'W longitude; Fig. 2.1). The gradient has a length of 140 km and comprises a high variety of landscapes and environmental conditions (Tejero de la Cuesta 1988) due to the confluence of two biogeographic regions (Eurosiberian and Mediterranean) and two geomorphological units (the Cantabrian Range and the Castilian plateau), resulting in a great vegetation diversity (Ruiz de la Torre 2002). The climate changes from Alpine-South in the north to Mediterranean-North in the south (Metzger *et al.* 2005), and it is related to a complex topographic gradient, mainly determined by the presence of the Cantabrian Range in the north (altitude up to 2540 m), and the Castilian plateau (mean altitude ~800 m) in the centre and southern parts of the province, with an increasing temperature and continentality, and decreasing precipitation (higher xericity) moving from north to south. All these conditions make the climatic and environmental gradient throughout the Palencia province particularly interesting for the purposes of tree species distribution analysis and niche characterization in a transitional area between Atlantic and Mediterranean climates. Only in the case of conifer plantations the distribution pattern of tree species could respond rather to differences of management, although their selection for planting was done according to their habitat preferences.

### *Data sources*

During the 3SNFI (carried out between 1997 and 2007), 903 field plots were surveyed throughout the Palencia province, i.e. the 31.2 % of the area of woodlands was surveyed. Plots in the 3SNFI have a systematic distribution being placed on the intersection node of a 1×1 km UTM grid coordinates, whenever plots are inside forest areas. Plots are circular and with a variable size, which depends on the tree diameter at breast height (DBH), ranging from a plot radius of 5 m for trees with DBH lower than 125 mm up to a maximum radius of 25 m for trees with a DBH of at least 425 mm (MAGRAMA 2011).

Of the whole 903 plots available, only 772 plots were considered for study. First, 25 plots were excluded because there was a lack of data for some environmental

variables selected for study. Second, riparian forests plots (106) were also excluded because a preliminary analysis showed that the species composition of such forests was mainly related to water regime (i.e. water table depth, watercourse proximity) and this did not accord with the objectives of our study.



**Fig.2.1.** Location of the 772 field plots from 3SNFI considered for study into the main 4 morpho-structural units along the Palencia province (Spain). Sites are illustrated according to the main tree species. Species codes are listed in Table 2.1 except for *Pinus uncinata* = Piun.

The variables from the 3SNFI database selected for study and their actual variation range for the 772 selected plots were: rockiness (0-75 %; in 25 % units between 0 and 100 %, i.e. 0, <25, 25-50, 50-75 and >75 %), pH (1=slightly acid, 2= from neutral to slightly alkaline), organic matter (1=slightly humified soil, 2=moderately humified soil, 3=highly humified soil), soil texture (1=sandy, 2=loamy, 3=clayey), erosion signs (1=no

erosion, 2=exposed roots, 3=parallel trails to a depth of 20 cm, 4=rill and gully erosion in V, 5=rill and gully erosion in U) and soil type (1=calcareous slightly alkaline ( $\text{pH} \leq 8.5$ ), 2=siliceous slightly acidic ( $\text{pH} \geq 5.5$ ), 3=gypsiferous-calcareous slightly alkaline ( $\text{pH} \leq 8.5$ )). Data of annual rainfall (407-1892 mm) and mean temperature (5.1-12.1 °C) were obtained from the Agroclimatic Atlas of 'Castilla y León' (ITACyL-AEMET 2013), using the 3D analysis tool in ArcGis (version 10, ESRI, Redlands, CA, USA). Altitude (739-2162 m) and steepness (0-38°) data were obtained from the Digital Terrain Model (DTM 200m) of the National Geographic Institute of Spain (<http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/catalogo.do>), using the same 3D analysis tool in ArcGis. The phyto-climate features of each plot, following the classification of Allué (1990), and their location into the main four morpho-structural units of the province (see Fig. 2.1) were also recorded. All these variables were grouped in three sets, namely (1) topographic (altitude, steepness, morpho-structural units), (2) edaphic (rockiness, pH, organic matter, texture, erosion, soil type) and (3) climatic (annual rainfall and mean temperature, phyto-climate features).

The cover (percentage) of all species present in each plot was estimated from the 3SNFI database, which only consider the three main tree species (i.e. those with canopy cover fraction of >10 %) per field plot and the main shrub species (i.e. those with cover of > 2 %). It should be noted however that shrub species identification in the 3SNFI is limited to a predefined list of 169 taxons (125 species, 42 genera and 2 subfamilies), where individual species are differentiated if they are frequent or considered important enough and can be successfully identified by the field crews, whereas the rest of the species are grouped mostly at the genus level (see Torras *et al.* 2009). A total of 124 woody taxons (31 % trees and 69 % shrubs) from 25 families were registered in the 772 selected plots. For the analysis of species distribution and niche characterization only the 15 most abundant tree species were considered. This included nine conifers from two families: Pinaceae (*Pinus halepensis* Mill., *P. nigra* J.F.Arnold, *P. pinaster* Aiton, *P. pinea* L., *P. sylvestris* L.) and Cupressaceae (*Cupressus sempervirens* L., *Juniperus communis* L., *J. sabina* L., *J. thurifera* L.), four *Quercus* species (the deciduous *Q. petraea*, the marcescents *Q. pyrenaica* and *Q. faginea* Lam., and the evergreen *Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) and two deciduous broadleaf species: *Betula pubescens* and *Fagus sylvatica*.

### *Data analyses*

Variance partitioning was used to determine the various unique and combined fractions of variation explained in the forest community data by the environmental data (topographic, edaphic and climatic), the broad-scale spatial pattern (trend surface analysis) and the finer-scale spatial patterns. First, the spatial patterns in community compositional variation were modelled using distance-based Moran's eigenvector map (dbMEM, previously known as PCNM; Principal Coordinates of Neighbour Matrices) according to the methods described in Borcard & Legendre (2002). To generate the dbMEM spatial variables, a geographical (Euclidean) distance matrix between plots was calculated. The number of eigenvectors with positive eigenvalues for this analysis was 291, which corresponded to the dbMEM variables (Borcard *et al.* 2004). Forward selection (based on adjusted  $R^2$ ) of all 291 spatial dbMEMs variables and coordinates between plots was then conducted. Significant values were kept to model the spatial structures at multiple scales: broad-scale (trend surface coordinates; two variables) and finer-scale spatial analysis (dbMEMs; 17 variables).

Second, because the variation partitioning method can only handle numeric variables, environmental categorical variables were recoded into dummy binary variables. Then the environmental continuous variables set was expanded according to the method of Legendre *et al.* (2005) to increase model flexibility, adding the squared and cubed values of each variable. This created a set of 12 topographic, 11 climatic and 14 edaphic variables. From all the environmental variables considered climatic, edaphic and topographic variable sets were separately subjected to forward selection (based on adjusted  $R^2$ ) to extract the important variables (12 topographic, 10 climatic and 10 edaphic variables).

Third, variation partitioning approach based on Redundancy Analysis (RDA) was used to partition the total forest compositional variation into fractions explained by environment (topographic, edaphic and climatic), broad-scale spatial pattern (trend surface analysis) and the finer-scale spatial patterns (17 dbMEM variables; Legendre & Legendre 1998). Simultaneously, another variation partitioning analysis was conducted splitting environmental variables set, namely topographic vs edaphic vs climatic variables, to decompose the environmental explained variation. All these analysis were conducted on Hellinger standardized species composition matrix (Legendre & Gallagher 2001).

Detrended correspondence analysis (DCA) was used to extract the primary ordination axes. The extracted ordination axes may be considered as standardized, abstract complex environmental gradients or coenoclines (Lawesson & Oksanen 2002). Moreover, sample ordination scores were tested for a significant correlation with the explanatory variables by means of Spearman's rank correlation coefficient ( $r_s$ ). However, only significant variables with  $r_s > 0.50$  were considered based on the elevated number of sites selected. The explanatory variables considered in this analysis were as follows: climatic (annual rainfall and mean temperature, Allué's phyto-climate classification), topographic (altitude, steepness, morpho-structural units) and edaphic (rockiness, pH, organic matter).

Selected tree species responses (15 species) along the DCA1 and DCA2 coenoclines were modelled by HOF models (Huisman *et al.* 1993). HOF models are a means of describing species responses, which may result from both environmental conditions and intra- and inter-specific interactions (Lawesson & Oksanen 2002). These are a hierarchical set of five response models, ranked by their increasing complexity (Model I, no species trend; Model II, increasing or decreasing trend; Model III, increasing or decreasing trend below maximum attainable response; Model IV, symmetrical response curve; Model V, skewed response curve). The AIC statistic was used to select the most appropriate response model for each species (Burnham & Anderson 2002).

Finally, the location of species optima ( $\mu$ ) and niche widths ( $2t$ ) for those species with unimodal responses were derived from the HOF models (Lawesson & Oksanen 2002). Afterwards, niche range overlap for every tree species pair was calculated using the 'nichelap' function (Lawesson & Oksanen 2002).

DCA was carried out using CANOCO 4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002), with standard options and no down-weighting of rare species. The R-language environment (version 2.15.3; <http://www.R-project.org>) was used for the rest of the analysis: HOF models using the 'gravy' package (version 0.0-21, <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/softhelp/softalist.html>), RDA, variation partitioning and Hellinger transformation of species abundances using the 'vegan' (version 1.17-0, <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan>) and 'packfor' (version 0.0-8, <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>) for the forward selection of explanatory variables in RDA.

## Results

### *Relative importance of spatial and environmental processes along the gradient*

Total explained variation in forest species abundances from environmental and spatial variables together was 44 %. Surprisingly, the proportion of variation explained by broad-scale spatial patterns was <1 %, whereas the total proportion of variation explained by environmental and finer scale spatial variables were 28 and 25 %, respectively. However, the pure environment and fine-spatial components explained 8 and 5 %, respectively, of the total variation of forest species abundances, being 20 % the proportion of variation explained by the spatially structured environmental component. Splitting environmental variables in topographic, climatic and edaphic variables sets showed that each one explained a statistically significant proportion of forest compositional variation ( $P<0.005$ ). Topographic variables explained the most forest compositional variation (12 %), followed by climatic (9 %) and edaphic variables (8 %).

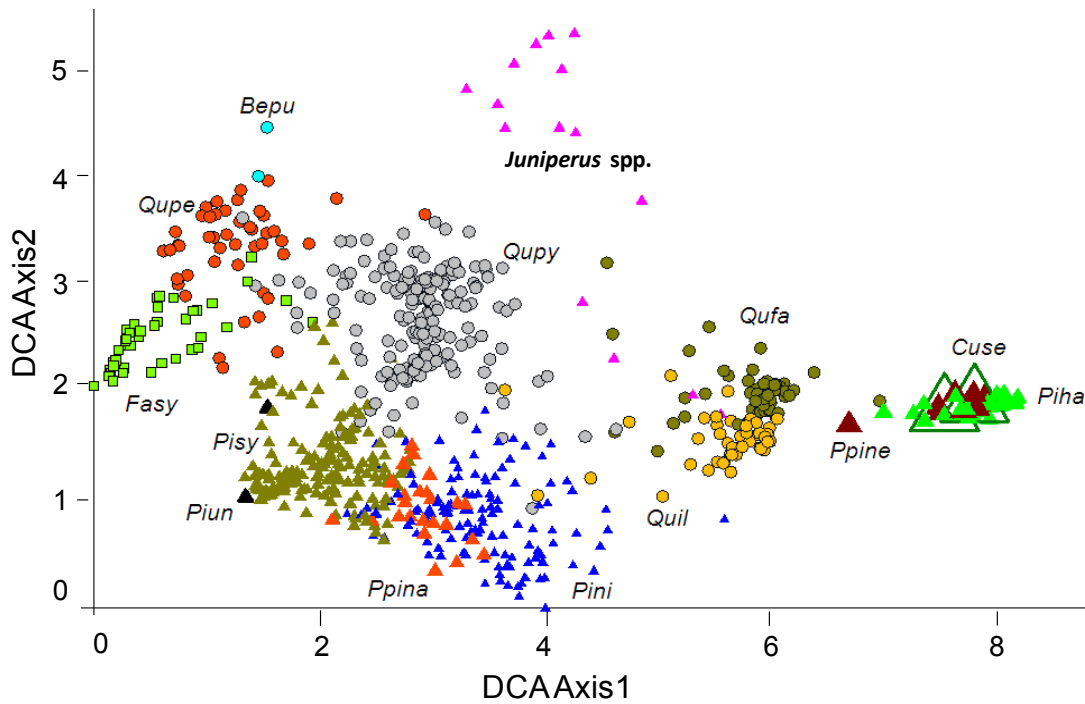
### *Tree species distribution patterns along the coenoclines*

The DCA ordination of the 772 plots produced eigenvalues ( $\lambda$ ) of 0.90 and 0.60 for the first two axes, with gradient lengths of 8.11 and 5.20 SD units, and accounting for 37 and 26 % of the overall species variance, respectively (Fig. 2.2). The first DCA axis represented a complex gradient positively correlated ( $P<0.001$ ) with different morpho-structural units ( $r_s=0.62$ ) and phyto-climates ( $r_s=0.65$ ), as well as with temperature ( $r_s=0.75$ ), whereas it was negatively correlated ( $P<0.001$ ) with altitude ( $r_s=-0.73$ ) and rainfall ( $r_s=-0.72$ ). In contrast the DCA axis 2 represented a slope gradient, showing only a significant positive correlation ( $P<0.001$ ) with steepness ( $r_s=0.54$ ).

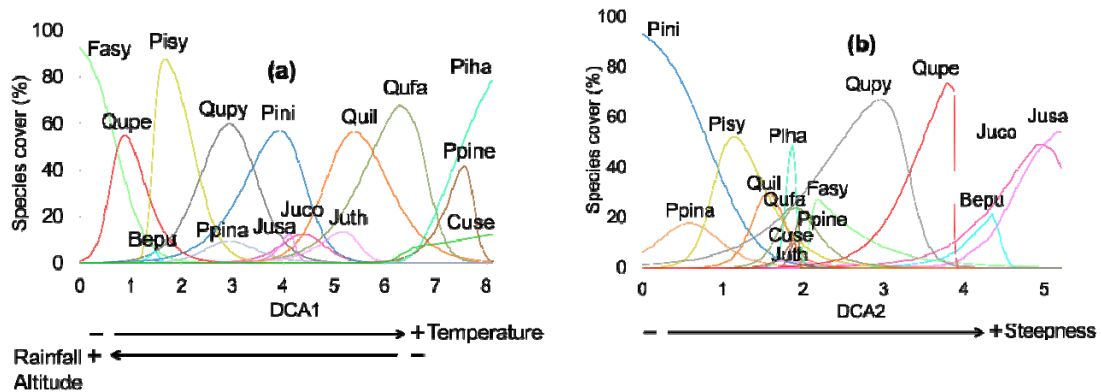
DCA1 coenocline showed a forest compositional turnover from more Temperate or sub-humid Mediterranean species (DCA1 left-end) to more xeric *Quercus* and *Pinus* species (DCA1 right-end, Fig. 2.2). Along DCA1 coenocline 13 species showed skewed unimodal response curves (model V; Fig. 2.3a). Only *Fagus sylvatica* and *Pinus halepensis* showed HOF model II with decreasing and increasing trend, respectively, in both cases produced by the coenocline cut-off. The tree species dominance showed a progression along DCA1 coenocline from forests dominated by *F. sylvatica* and *Q. petraea* (DCA1 left-end) to those replaced by *Q. pyrenaica* forests and those, as turn, by *Q. faginea* and *Q. ilex* subsp. *ballota* forests (DCA1 right-end). Coniferous woodlands of *P. sylvestris* and *P. nigra* are abundant in the DCA1 left-end, whereas plantations of *P.*



*halepensis*, *P. pinea* and *Cupresus sempervirens* are abundant in the DCA1 central-right-end.



**Fig.2.2.** DCA ordination of 772 plots from 3SNFI selected for study identified by the dominant tree species. See Table 2.1 and Fig. 2.1 caption for species identification.



**Fig.2.3.** HOF-derived response curves for trees in the Palencia province, relative to the first (a) and second (b) main coenoclines (DCA1 and DCA2, respectively). Species codes are listed in Table 2.1.

The DCA2 coenocline showed a turnover of species in relation to slope gradient (Fig. 2.2). However, the tree species response along this coenocline showed similar patterns as along DCA1 (Fig. 2.3b), with *P. nigra* and *J. sabina* showing HOF model III with decreasing and increasing trend, respectively. Only *P. pinaster* showed symmetric unimodal response curve (HOF model IV) whereas the remainder 12 tree species showed

skewed unimodal response curves (HOF model V). There was a tree species dominance progression along DCA2 coenocline from *P. nigra* and *P. pinaster* plantations (DCA2 left-end) to *Q. pyrenaica*, *F. sylvatica* and *Q. petraea* forests (DCA2 middle part), showing a slope-increasing gradient to steeply sloping sites dominated by *J. sabina* and *J. communis* (DCA2 right-end). It is interesting to notice that plots selected from limestone moors (DCA1 right-end), dominated by *P. pinea*, *P. halepensis*, *C. sempervirens*, *Q. faginea* or *Q. ilex* subsp. *ballota* were less influenced by the slope gradient, maybe because they occupy areas with narrow range of slope steepness variation.

#### *Species optima and niche widths along main coenoclines*

The niche optima for species with unimodal response along DCA1 coenocline (Table 2.1, Fig. 2.3a and 2.4a) showed great variation, with *B. pubescens*, *Q. petraea* and *P. sylvestris*, at the lower extreme ( $\mu < 2$ ), whereas several species had optima in the middle part of DCA1, e.g. *P. nigra*, *J. sabina* and *J. communis* ( $\mu = 3-4.5$ ). A few species showed clear optima in the upper extreme, i.e. *P. pinea*, *Q. faginea* ( $\mu > 6$ ). Finally, the niche optima of *C. sempervirens* fall outside the sampled portion of the gradient (see Table 2.1, DCA1) and thus it was impossible to be drawn in Fig. 2.4a. In contrast, most species have niche optima at the lower extreme ( $\mu < 2$ ) of DCA2 coenocline, and only *Q. petraea*, *B. pubescens* and *J. communis* showed optima values towards the upper extreme ( $\mu > 3.8$ ; Table 2.1, Fig. 2.3b and 2.4b).

*Q. ilex* subsp. *ballota*, *P. nigra*, *Q. faginea* and *Q. pyrenaica* obtained the broadest niche widths ( $2t > 1$ ), very similar among them, along DCA1 coenocline, whereas *J. sabina* and *B. pubescens* had the narrowest niches ( $2t \leq 0.3$ ; Table 2.1, Fig. 2.4a). Along DCA2, only *Q. pyrenaica* obtained a niche width above 1 and most tree species had niche widths below 0.5, being *B. pubescens*, *P. halepensis*, *C. sempervirens* and *P. pinea* the species with the narrowest niches ( $2t \leq 0.3$ ; Table 2.1, Fig. 2.4b).

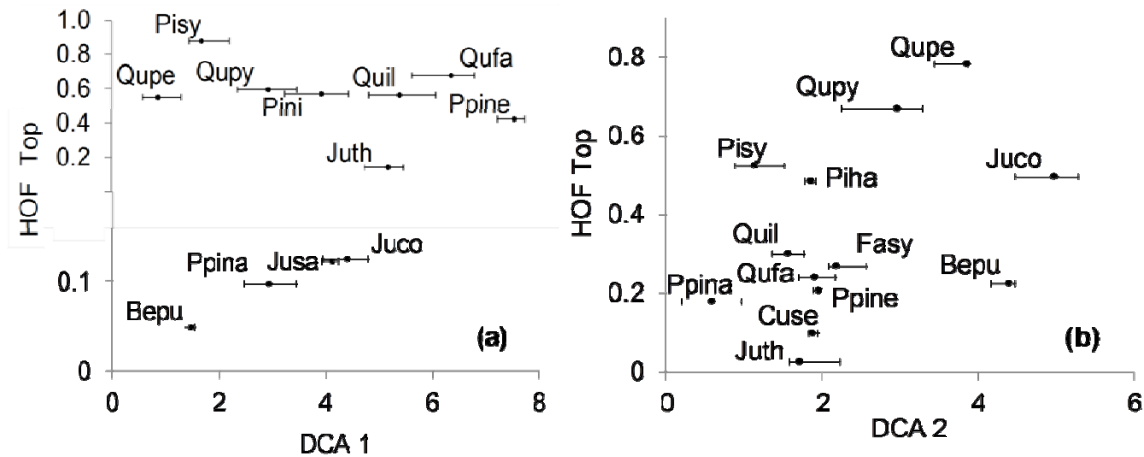
It is interesting to notice the low overlap range of response curves along both coenoclines (see Supplementary data Tables 2.S1 and 2.S2; Fig. 2.3), being the range overlaps among the tree species along DCA1 generally less pronounced than along DCA2. There were also markedly asymmetric overlaps of response curves between many tree species (see Supplementary data Tables 2.S1 and 2.S2; Fig. 2.4), being *B. pubescens*, *P. pinaster* and *Juniperus* spp. the most overlapped species along DCA1 and *J. thurifera*, *P. pinea* and *C. sempervirens* the most overlapped species along DCA2.

**Table 2.1.** Location, along DCA1 and DCA2, of optimum ( $\mu$ ), top value (predicted maximum probability) and niche widths based on  $2t$  tolerances, for species with unimodal responses (HOF models V; only model IV for *P. pinaster* in DCA2).

Species	Code	$\mu$	Top value	$2t$ niche
<b>DCA1</b>				
<i>Quercus ilex</i>	Quil	5.393	0.563	1.254
<i>Pinus nigra</i>	Pini	3.925	0.570	1.180
<i>Quercus faginea</i>	Qufa	6.350	0.679	1.174
<i>Quercus pyrenaica</i>	Qupy	2.934	0.598	1.125
<i>Pinus pinaster</i>	Ppina	2.925	0.097	0.995
<i>Juniperus communis</i>	Juco	4.390	0.125	0.857
<i>Pinus sylvestris</i>	Pisy	1.669	0.876	0.748
<i>Juniperus thurifera</i>	Juth	5.172	0.139	0.727
<i>Quercus petraea</i>	Qupe	0.875	0.550	0.694
<i>Pinus pinea</i>	Ppine	7.556	0.420	0.517
<i>Juniperus sabina</i>	Jusa	4.109	0.122	0.300
<i>Betula pubescens</i>	Bepu	1.465	0.049	0.199
<i>Cupressus sempervirens</i>	Cuse			
<b>DCA2</b>				
<i>Quercus pyrenaica</i>	Qupy	2.958	0.669	1.039
<i>Juniperus communis</i>	Juco	4.978	0.496	0.820
<i>Pinus pinaster</i>	Ppina	0.578	0.177	0.760
<i>Juniperus thurifera</i>	Juth	1.706	0.025	0.652
<i>Pinus sylvestris</i>	Pisy	1.132	0.523	0.637
<i>Fagus sylvatica</i>	Fasy	2.177	0.269	0.480
<i>Quercus faginea</i>	Qufa	1.902	0.239	0.473
<i>Quercus petraea</i>	Qupe	3.859	0.780	0.435
<i>Quercus ilex</i>	Quil	1.559	0.298	0.404
<i>Betula pubescens</i>	Bepu	4.388	0.223	0.312
<i>Pinus halepensis</i>	Piha	1.854	0.483	0.123
<i>Cupressus sempervirens</i>	Cuse	1.874	0.096	0.111
<i>Pinus pinea</i>	Ppine	1.954	0.205	0.080

Data of *C. sempervirens* for DCA1 are not available because its optimum falls outside the sampled portion of the gradient.

Along DCA1, the height of the response ( $h$ ), i.e. probability of occurrence, ranged from 88 % for *Pinus sylvestris* to 42 % for *Pinus pinea* (Table 2.1, Fig. 2.4a); probabilities below 14 % were predicted for the remaining tree species. However, along DCA2 lower probabilities were predicted in general (Table 2.1, Fig. 2.4b); only *Q. pyrenaica* (67 %) and *Q. petraea* (78 %) showed higher values, whereas *J. communis*, *P. sylvestris* and *P. halepensis* showed values around 50 %.



**Fig.2.4.** Location of species optima and 2t (tolerance) intervals relative to DCA1 (a) and DCA2 (b), according to fitting of HOF models (species codes in Table 2.1). *C. sempervirens* (Cuse) is not drawn in Fig. 2.4a because its optimum falls outside the sampled portion of the gradient.

## Discussion

### *Relative importance of spatial and environmental processes along the gradient*

The analysis of main forest tree species compositional shifts along the Atlantic-Mediterranean environmental gradient in northern Spain showed that spatially structured environmental and fine-scale spatial variables explained more tree compositional distribution than broad-scale spatial variables, which were practically trivial. These results suggest that niche partitioning is the main process influencing forest species abundances along this gradient (Punchi-Manage *et al.* 2014). This is consistent with the theory predicting the dominance of niche processes on species distribution patterns along gradients (Jones *et al.* 2006), and especially at broader scales (Laliberté *et al.* 2009). However, in this work it seems that at finer-spatial scales more variation in tree species composition was explained by spatially structured environmental factors (10 % out of 28 %), pointing out the importance of niches also in explaining the finer-scale spatial structures of tree distribution patterns along this gradient. This conclusion is not consistent with the hypothesis that environmental heterogeneity should be more important at broader scales than at finer scales (Jones *et al.* 2006; Laliberté *et al.* 2009). However, we cannot exclude the possibility that the lack of broad-scale patterns may be partly due to unmeasured broad-scale spatially structured environmental variables such as soil chemistry (Punchi-Manage *et al.* 2014). In any case, it is interesting to highlight that the pure fine-spatial component (5 %) can be attributed to unobserved and spatially structured environmental variables or community dynamics such as seed dispersal (Legendre *et al.* 2005).

Among environmental variables, topography was a stronger driver of tree species compositional patterns, followed by climate and edaphic variables. This is not surprising given the strong topographic differences (e.g. altitude and steepness) and climatic differences (e.g. annual rainfall and temperature) along the north-south gradient under study. However, we would expect more influence of edaphic variables on tree species compositional shifts based on the contrasting geo-morphological units considered along the gradient (Tejero de la Cuesta 1988). This may be attributed to a lack of measure of important variables to fully capture the underlying variation in edaphic resources relevant for tree species compositional shifts (Borcard *et al.* 2004), such as nutrient availability (particularly N availability), dead wood material, litter and depth of AO horizon (see Corney *et al.* 2004). Also the used of categories for soil pH characterizations instead of quantitative estimations could explain the low detected influence of edaphic variables on tree species compositional shifts in our study. Therefore, it could be interesting to measure such those variables, and in a quantitative way, in future surveys.

#### *Tree species distribution patterns along the coenoclines*

The DCA analysis showed that the vegetation compositional changes were mainly determined by the north-south topographic-climatic differences (DCA1 coenocline; Fig. 2.2), although steepness was related to the particular location of some plant communities within each morpho-structural unit (DCA2 coenocline). The primary coenocline (DCA1) reflected the well-known gradient in environmental conditions through the Palencia province (Tejero de la Cuesta 1988), from the more Atlantic, dark, cold and moist forests on the moderately acid and rich soils of the mountains in the North, to the sub-humid and semi-arid Mediterranean forests (more open, dry and oligotrophic forests) in the middle and southern parts of the gradient, respectively. Thus, the main coenocline followed the well-known north-south species distribution pattern of northern Spain (Ruiz de la Torre 2002). Deciduous broadleaf species such as *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*, both characteristic species of wet and cold locations (typical Eurosiberian species), coexist in the northern mountains (DCA1 <2), with *Pinus sylvestris* and *P. uncinata* Mill. ex Mirb. As the gradient is moving through the south *Q. pyrenaica* forests started to dominate, with a few *B. pubescens* forest (natural or plantations) in the moist valleys, and *Q. ilex* subsp. *ballota* and juniper woodlands in the foothills of the calcareous south-facing slopes with large rocky outcrops. In detrital moors, somewhat drier than mountains, highly degraded forests of the marcescent *Q. pyrenaica* dominate, coexisting with *Pinus sylvestris*, *P. nigra* and *P. pinaster* woodlands (mostly semi-natural and plantations). The DCA1 gradient shows how *Q. pyrenaica* forests are going replaced in

the warmest sites by those of *Q. faginea*. Finally, in limestone moors, the increasing summer drought determine the presence of the *Q. ilex* subsp. *ballota*, sclerophyllous species typical of the Mediterranean region, which coexists with *Q. faginea*, more adapted than *Q. ilex* subsp. *ballota* to loamy-calcareous soils, and that in colder sites with shallow soils is replaced by *Juniperus thurifera* forests with limited presence and relict; conifer woodlands consist of *P. halepensis*, *P. pinea* and *Cupresus sempervirens* plantations. Due to conifer plantations the species distribution patterns of some conifer tree species could be affected and hence their niches could be misunderstood.

As expected, unimodal response curves were highly frequent (87 % of HOF modelled species), given the fairly length and complexity of the environmental gradients considered, which suggests a large amount of compositional turnover in the forests along the north-south environmental gradient analysed. These results are in accordance with Økland (1990) who state that the relative frequency of monotonous (HOF models II or III) and unimodal (HOF models IV or V) response curves shifts in favour of the later when the amount of compositional turnover along gradients increases. In addition, when compositional turnover increased also indeterminate response curves (HOF model I) are expected to be less frequent (Økland 1990; Rydgren *et al.* 2003). These expectations are in agreement with the absence of indeterminate response curves and the low percentage of species showing monotone response curves in this study, as found by Lawesson & Oksanen (2002) in Danish forests, suggesting that unimodal curves are very more common among plant species along long-gradients with high species turnover (Rydgren *et al.* 2003); thus, the shape of species response is determined by species and gradient properties (e.g. length). In contrast, monotonous responses are expected to be more frequent among species with optima near gradient ends (Økland 1990; Rydgren *et al.* 2003), as it is the case of *Fagus sylvatica* and *P. halepensis* with respect to DCA1 coenocline, and *P. nigra* and *J. sabina* with respect to DCA2 coenocline (Fig. 2.3).

Although we found a higher percentage of skewed vs. symmetric unimodal response curves (92 vs 8 %; model IV vs model V), contrary to expected for long length gradients (Rydgren *et al.* 2003), only a few species showed distinct skew (*P. sylvestris*, *P. pinea* along DCA1 and *J. communis* along DCA2) and they have their optima near gradient end points according to Rydgren *et al.* (2003). Furthermore, even with long gradients a considerable fraction of species having truncated realized response curves is expected to be found, because their optima fall outside the sampled portion of the gradient (ter Braak & Looman 1986). This could explain why the response curves shape of *C. sempervirens* along DCA1 (Fig. 2.3a), which showed HOF model V, does not correspond to expected

shape for this model, probably because their niche optima fall outside the environmental gradient associated with DCA1, particularly to the right end point.

#### *Species optima and niche widths across the main coenoclines*

Tree species with the highest probability of occurrence along both coenoclines are those with moderately broad niches ( $1 < 2t < 1.5$ ; *Q. ilex*, *P. nigra*, *Q. faginea* and *Q. pyrenaica*). It seems that species occupying environments with sharp contrast (e.g. *Q. ilex* in the mountains and limestone moors) or transitional environments between different morpho-structural units (e.g. *Q. pyrenaica* between mountains and detrital moors, and *Q. faginea* between detrital moors and limestone moors) and consequently found under diverse ecological conditions have broader niches (Lawesson & Oksanen 2002). In contrast, *Q. petraea* and *P. sylvestris*, with also high probability of occurrence in the gradient have lower broad niches. In particular, the broader niche of *Q. pyrenaica* in comparison with *Q. petraea* may be explained by their differences in ecological characteristics or inherent traits. *Q. petraea* is adapted to environments where resources are abundant, but it endures badly stressful conditions such as high radiation, water deficit or above-ground disturbances. In contrast, *Q. pyrenaica* presents traits related to a stress tolerance with a more conservative growth strategy than *Q. petraea* (Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008). Moreover, *Q. petraea* in the study area is at its southernmost distribution limit (Ruiz de la Torre 2002), which could contribute to its relatively narrower wide niche found in the studied gradient. *P. sylvestris* showed a similar narrow wide niche mainly because it is confined in the northern mountainous area (Ruiz de la Torre 2002).

The narrowest niches of *J. sabina* along DCA1 and *B. pubescens* along both coenoclines may be explained by their highly specialized habitats into the mountains; *Juniper* appears on dry, exposed and rocky outcrops of the calcareous south-facing slopes of the Cantabrian Range, whereas *Betula* occupied wet locations in the valley bottoms of these mountains. The narrowest niches of *P. pinea*, *P. halepensis* and *C. sempervirens* along DCA2 coenocline could be explained because they are plantations occupying localized areas with similar steepness on limestone moors (narrow niches).

As expected, niche location of certain trait-related tree species is closely located (*Q. ilex* and *Q. faginea* in DCA1 or *P. nigra* and *P. pinaster* in DCA2, Table 1; Thuiller *et al.* 2004); however, there is a considerable low overlap of ranges between many species along the first coenocline, indicating high species turnover rate from north to south of the gradient. The rather balanced relations between the forest tree species, indicating species

co-existence (Lawesson & Oksanen 2002), are common, e.g. *Q. ilex* and *Q. faginea* in limestone moors, and *Q. pyrenaica* and *P. nigra* in detrital moors. These results seem to support the idea that tree species with niches located in the central and higher DCA1 coenocline are able to move northwards (DCA1 left-end) in response to predicted climate change scenarios (Lindner *et al.* 2010). In contrast, tree species growing at the mountainous edge of the gradient (*P. sylvestris* and *F. sylvatica*) have more specialized niches and only can move in altitude (Lindner *et al.* 2010). In the second coenocline related to steepness, niche location of seven species (e.g. *P. halepensis* and *Q. faginea*) are very close with optima around two, whereas *Pinus* genera is mainly located at lower optima values and *Juniperus* at higher values, indicating that they are specialists species of specific habitat position (steepness). In contrast, *Q. pyrenaica* is more generalists, with a wide distribution along the steepness gradient, but with a strong asymmetry in the overlap indicating some preferences towards less-steeped sites (Ruiz de la Torre 2002). It is interesting to highlight that this work only analysed the main tree species relative to the major coenoclines extracted, as our analysis of overlap between species was bi-dimensional only. However, to fully understand the overlap and interactions between species, it will be interesting to inter-related species niche positions with tree species biological traits (Thuiller *et al.* 2004).

## Conclusions

The enormous complexity of individual species responses to environmental gradients has not reduced its theoretical and practical interest (Jansen & Oksanen 2013). The species response shapes have important implications for all kinds of numerical community analyses, and the chosen response shape determines model attributes such as optima or niche width (Oksanen & Minchin 2002). However, few studies have directly analysed the species responses along broader heterogeneous environmental gradients, including climatic and geo-morphological variation at regional scales. The methodology used here (spatio-environmental, coenoclines and HOF modelling) provides an objective assessment of the shape of species' responses along complex ecological gradients, as well as of the spatial and environmental factors implicated in their distribution patterns using datasets from the national forest inventories carried out in European countries. However, a more comprehensive framework would involve defining distribution patterns of groups along coenoclines based on tree species functional attributes (Thuiller *et al.* 2004).

In any case, this is a baseline study that has shown that tree species occupying environments with sharp contrast through the gradient or transitional environments



between different morpho-structural units have broadest niches, whereas those species occupying localized habitats showed the narrowest niches. This has very important implications for management since species with narrowest niches, especially along the climatic coenocline (DCA1), are the most sensitive species to climate change projections with a potential major loss of climate niche space (Lindner *et al.* 2010). At the same time, the methodology applied in this study can also be used to plan future forest management. The analysis of forest inventory data from different dates will help practitioners to identify easily differences in species distribution patterns and changes in niche sizes, being possible to relate them with environmental or management changes (Marrs *et al.* 2013).

### Acknowledgements

We thank Ángel Cristóbal Ordóñez, technician of the Sustainable Forest Management Research Institute (University of Valladolid-INIA), for assistance in the use of 3SNFI database, and two anonymous reviewers for their valuable comments and corrections to improve the manuscript.

### References

- Allué J. 1990. Atlas fitoclimático de España. Taxonomías. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, INIA. Madrid.
- Borcard D., Legendre P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51-68.
- Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C., Tuomisto H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826-1832.
- Burnham K.P., Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, NY, US.
- Corney P.M., Le Duc M.G., Smart S.M., Kirby K.J., Bunce R.G.H., Marrs R.H. 2004. The effect of landscape-scale environmental drivers on the vegetation composition of British woodlands. *Biological Conservation* 120:491-505.
- Fischer H., Micler B., Ewald J. 2014. Environmental, spatial and structural components in the composition of mountain forest in the Bavarian Alps. *Folia Geobotanica* 49:361-384.
- Gauch H.G., Whittaker R.H. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53:446-451.
- Gratani L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, 17 pp. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/208747>
- Hrivnák R., Gömöry D., Slezák M., Ujházy K., Hédli R., Jarčuška B., Ujházyová M. 2014. Species Richness Pattern along Altitudinal Gradient in Central European Beech Forests. *Folia Geobotanica* 49:425-441.
- Huisman J., Olf H., Fresco L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science* 4:37-46.
- ITACYL-AEMET 2013. Atlas Agroclimático de Castilla y León. Instituto Tecnológico Agrario, Junta de Castilla y León- Agencia Estatal de Meteorología. <http://atlas.itacyl.es>.
- Jansen F., Oksanen J. 2013. How to model species responses along ecological gradients – Huisman–Olf–Fresco models revisited. *Journal of Vegetation Science* 24:1108-1117.

- Jones M.M., Tuomisto H., Clark D.B., Olivas P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:81-195.
- Keddy P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Laliberté E., Paquette A., Legendre P., Bouchard A. 2009. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159:377-388.
- Lawesson J.E., Oksanen J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science* 13:279-290.
- Legendre L., Gallagher E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Legendre P., Legendre L. 1998. *Numerical Ecology* (2nd ed.). Elsevier, Amsterdam.
- Legendre P., Borcard D., Peres-Neto P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.
- Lewis R.J., Pakeman R.J., Marrs, R.H. 2014. Identifying the multi-scale spatial structure of plant community determinants of an important national resource. *Journal of Vegetation Science* 25:184-197.
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., García-Gonzalo J., Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709.
- Marrs R.H., Kirby K.J., Le Duc M.G., McAllister H., Smart S.M., Oksanen J., Bunce R.G.H., Corney, P.M. 2013. Native dominants in British woodland – a potential cause of reduced species-richness? *New Journal of Botany* 3:156-168.
- MAGRAMA. 2011. Resultados IFN3 Palencia. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. [http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datosnaturaleza/34\\_Palencia\\_tcm7-167049.pdf](http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datosnaturaleza/34_Palencia_tcm7-167049.pdf)
- Meier E.S., Kienast F., Pearman P.B., Svenning J., Thuiller W., Araújo M.B., Guisan A., Zimmermann, N.E. 2010 Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography* 33:1038-1048.
- Metzger M., Bunce R., Jongman R., Múcher C., Watkins J. 2005. A climatic stratification of the environment of Europe. *Global Ecology and Biogeography* 14:549-563.
- 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* 24:39-46.
- Økland R.H. 1990. *Vegetation ecology: theory methods and applications with reference to Fennoscandia*. *Sommerfeltia Supplement* 1:1-233.
- Oksanen J., Minchin P.R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling* 157:119-129.
- Onaindia M., Ametzaga I., San Sebastián M., Mitxelena A., Rodríguez-Loinaz G., Peña L., Alday J.G. 2013. Can understory native woodland plant species regenerate under exotic pine plantations using natural succession? *Forest Ecology and Management* 308:136-144.
- Punchi-Manage R., Wiegand T., Wiegand K., Getzin S., Gunatilleke C. S., Gunatilleke I.N. 2014. Effect of spatial processes and topography on structuring species assemblages in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Ecology* 95:376-386.
- Rodríguez-Calcerrada J., Pardos J.A., Gil L., Reich P.B., Aranda I. 2008. Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. *Plant Ecology* 195:273-285.

- Ruiz de la Torre J. 2002. Vegetación forestal española. In: Pineda F., de Miguel J., Casado M., Montalvo J. (coord.), La diversidad biológica de España. Prentice Hall, Madrid, pp. 65-79.
- Rydgren K., Økland R.H., Økland T. 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *Journal of Vegetation Science* 14:869-880.
- Siefert A., Ravenscroft C., Althoff D., Alvarez-Yepiz J.C., Carter B.E., Glennon K.L., Heberling J.M., Jo I.S., Pontes A. 2012. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. *Journal of Vegetation Science* 23:942-951.
- Soininen J., Lennon J.J., Hillebrand, H. 2007. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology* 88:2830-2838.
- Tejero de la Cuesta J. (coord.). 1988. Análisis del medio físico de Palencia: delimitación de unidades y estructura territorial. Junta de Castilla y León, Consejería de Fomento.
- ter Braak C.J.F., Looman C.W.N. 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio* 65:3-11.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P. 2002. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). Microcomputer Power.
- Thuiller W., Lavorel S., Midgley G., Lavergne S., Rebelo T. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85:1688-1699.
- Torras O., Martín-Queller E., Saura S. 2009. Relating landscape structure, environment and management to biodiversity indicators estimated from forest inventory data in Catalonia (NE Spain). *Forest Systems* 18: 322-337.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. 1973. Niche, habitat and ecotype. *The American Naturalist* 107:321-338.
- Zonneveld M., Koskela J., Vinceti B., Jarvis A. 2009. Impact of climate change on the distribution of tropical pines in Southeast Asia. *Unasylva* 231/232:24-29.

**Supplementary data:**

**Table 2.S1.** Mutual pair-wise overlap in response range area of the tree species along the DCA1 coenocline. Note that *Quercus pyrenaica* for instance overlaps 100 % of the range area of *Pinus pinaster*, while *P. pinaster* covers 15 % of the range of *Q. pyrenaica* (abbreviations, see Table 2.1).

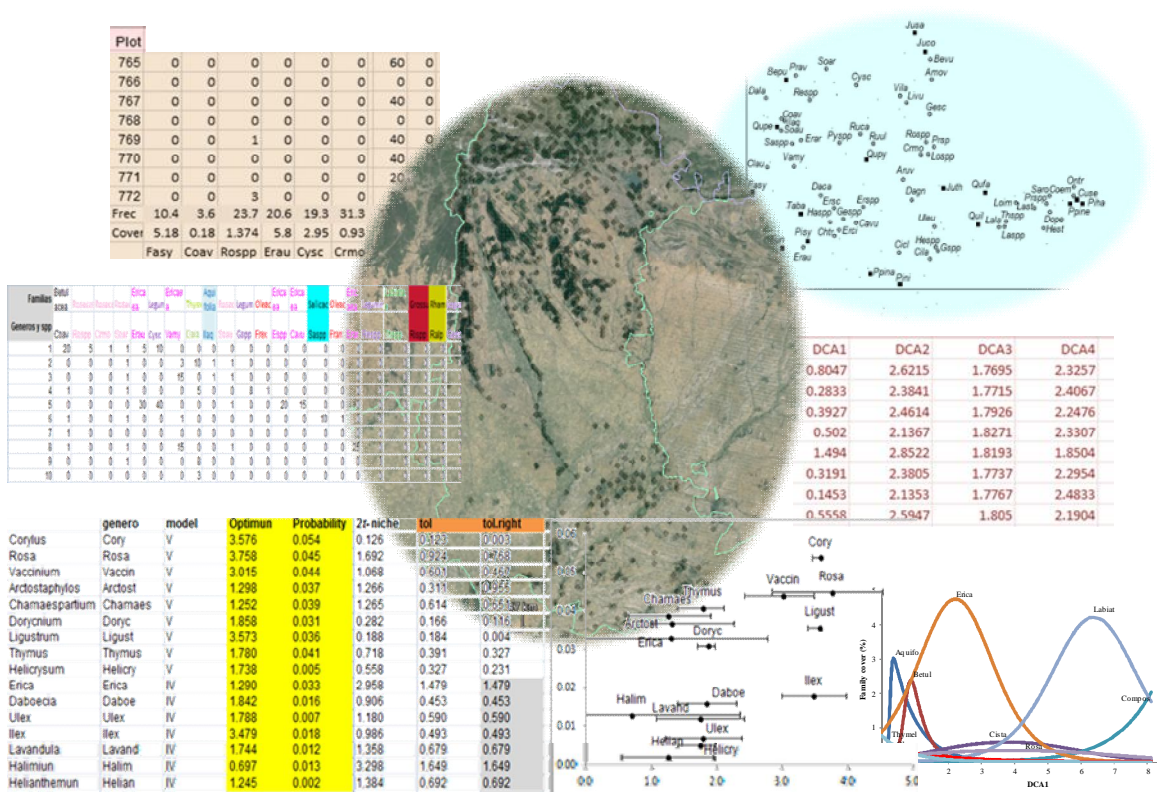
	Qupy	Qufa	Bepu	Qupe	Juth	Juco	Pisy	Quil	Jusa	Pini	Ppina	Ppine	Cuse	Mean
Qupy		3	96	13	18	42	35	4	77	48	100	0	0	<b>36</b>
Qufa	4		1	0	100	58	1	68	44	10	17	30	51	<b>32</b>
Bepu	2	0		3	0	0	2	0	0	1	1	0	0	<b>1</b>
Qupe	8	0	100		1	2	18	0	1	4	13	0	0	<b>12</b>
Juth	3	14	1	0		49	1	16	35	8	15	1	1	<b>12</b>
Juco	7	8	1	0	49		1	12	94	16	26	1	0	<b>18</b>
Pisy	32	1	100	27	4	7		0	7	13	56	0	0	<b>21</b>
Quil	4	62	0	0	99	75	1		59	15	16	22	45	<b>33</b>
Jusa	5	2	0	0	13	34	1	3		6	15	0	0	<b>7</b>
Pini	49	9	50	7	51	100	15	15	100		100	1	0	<b>41</b>
Ppina	15	2	13	3	14	24	10	2	38	15		0	0	<b>11</b>
Ppine	0	9	0	0	2	1	0	7	0	0	1		82	<b>9</b>
Cuse	0	8	0	0	1	0	0	8	0	0	0	45		<b>5</b>
<b>Mean</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>30</b>	<b>4</b>	<b>29</b>	<b>33</b>	<b>7</b>	<b>11</b>	<b>38</b>	<b>11</b>	<b>30</b>	<b>8</b>	<b>15</b>	

**Table 2.S2.** Mutual pair-wise overlap in response range area of the tree species along the DCA2 coenocline. For explanation see Table S1 (abbreviations, see Table 2.1).

	Fasy	Qupy	Qufa	Bepu	Qupe	Juth	Juco	Pisy	Quil	Ppina	Ppine	Piha	Cuse	Mean
Fasy		21	37	21	18	64	8	5	4	1	0	1	11	<b>16</b>
Qupy	95		100	13	41	96	7	37	73	32	100	75	100	<b>64</b>
Qufa	28	17		2	4	84	1	20	40	6	100	71	100	<b>39</b>
Bepu	11	2	2		4	23	23	0	0	0	0	0	1	<b>6</b>
Qupe	41	21	13	18		58	10	3	3	2	6	3	15	<b>16</b>
Juth	8	3	15	6	3		2	5	9	3	31	13	43	<b>12</b>
Juco	19	4	4	100	10	40		1	1	1	2	1	5	<b>16</b>
Pisy	12	18	57	2	3	81	1		96	49	87	52	100	<b>47</b>
Quil	3	13	41	0	1	55	0	35		15	78	48	100	<b>32</b>
Ppina	0	6	6	0	1	17	0	18	15		16	4	12	<b>8</b>
Ppine	0	3	19	0	0	34	0	6	14	3		34	83	<b>16</b>
Piha	1	6	36	0	0	37	0	9	23	2	89		97	<b>25</b>
Cuse	1	2	9	0	0	24	0	3	9	1	41	18		<b>9</b>
<b>Mean</b>	<b>18</b>	<b>10</b>	<b>28</b>	<b>14</b>	<b>7</b>	<b>51</b>	<b>4</b>	<b>12</b>	<b>24</b>	<b>10</b>	<b>46</b>	<b>27</b>	<b>56</b>	

# Capítulo 3

## Caracterización de nichos de especies arbustivas a lo largo de un gradiente Atlántico-Mediterráneo



Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente manuscrito:

Olthoff A., Martínez-Ruiz C., Alday J.G. 2015. Niche characterization of shrubs species along an Atlantic-Mediterranean gradient (en revisión en: European Journal of Forest Research).



## Resumen

El conocimiento de los factores que controlan la distribución y abundancia de las especies del sotobosque es fundamental para comprender la ecología y la dinámica de los bosques naturales y su respuesta a la gestión. Este estudio describe los patrones de distribución y las características de nicho de 46 especies arbustivas del sotobosque a lo largo de dos gradientes ambientales complejos en una zona de transición entre las regiones biogeográficas atlántica y mediterránea, en el norte de España. Para ello, se utilizaron datos de 772 parcelas del Tercer Inventario Forestal Nacional. Los arbustos responden a los mismos gradientes ambientales complejos que los árboles, es decir, al gradiente topográfico-climático norte-sur (primera coenoclina) y al gradiente de pendiente (segunda coenoclina). Por tanto, ha sido posible relacionar las especies de árboles dominantes en los bosques con sus especies arbustivas acompañantes, a lo largo de las principales coenoclinas identificadas. Este estudio también proporciona evidencia de la generalidad de curvas de respuesta unimodal entre las especies modelizadas, esperable dado que el gradiente estudiado comprende alta tasa de recambio de especies. Al igual que sucedía para las especies arbóreas, los nichos de los arbustos del sotobosque con características más similares se localizan más próximos entre sí, y los arbustos que ocupan ambientes con fuerte contraste o de transición tienen nichos más amplios, mientras que las especies que ocupan hábitats localizados mostraron nichos más estrechos. Finalmente, se enfatiza la necesidad de solventar en futuros inventarios forestales españoles las limitaciones en la identificación taxonómica de las especies arbustivas.

**Palabras claves:** coenoclinas; datos del inventario forestal; modelos HOF; amplitud de nicho; norte de España; distribución de especies.

## Abstract

Knowledge of the factors that control the distribution and abundance of understory species is central to understanding the ecology and dynamics of natural forests and how they will respond to management. This study describes the distribution patterns and niche characteristics of 46 understory shrub species along two complex environmental gradients in a transitional area between the Atlantic and Mediterranean biogeographic regions in northern Spain. Here, 772 plots from the third Spanish National Forest Inventory were used. Shrubs respond to the same complex environmental gradients than trees, i.e. the north-south topographic-climatic gradient (primary coenocline) and the slope gradient (secondary coenocline). Therefore, it has been possible to relate tree dominant species in the forests with their understory shrub species along the main coenoclines identified. This study also provides evidence for the generality of unimodal plant species response curves, provided the gradient in question comprises a sufficient amount of compositional turnover. As found for tree species, niche location of trait related shrub species are closely located, and shrubs occupying environments with sharp contrast or transitional environments have broadest niches, whereas those species occupying localized habitats showed the narrowest niches. Finally, the requirement of solving the limitations on the taxonomic identification for shrub species in future Spanish forest surveys is emphasized.

**Keywords:** coenoclines; forest inventory data; HOF modeling; niche width; northern Spain; species distribution

## Introduction

Forest understory shrub species are important elements of forest structure and function, providing habitat and forage for wildlife (Hansen *et al.* 1993; Wardhaugh 1997; Jukes *et al.* 2001; Tudor *et al.* 2004) and contributing significantly to plant diversity (McKenzie & Halpern 1999; Gordillo 2002). This is particularly important in regions, such as the Palencia province (Northern Spain), in which the shrub understory is significantly more diverse than the tree flora (Ruiz de la Torre 2002; Sainz Ollero & Sanchez de Dios 2011). It is well known that shrubs facilitate the growth of protected species under their canopy (Gómez-Aparicio *et al.* 2005), as well as the recruitment of tree seedlings in Mediterranean environments, particularly from *Quercus* (e.g. Milder *et al.* 2013; Muhamed *et al.* 2013; Alday *et al.* in revision) and *Pinus* species (e.g. Castro *et al.* 2004; Rodríguez-García *et al.* 2011). These facilitative effects are fundamental to regenerate forest



ecosystems in Mediterranean regions (Alday *et al.* 2014; Kleinhesselink *et al.* 2014). Additionally, the role of shrubs as ecosystem engineers to increase heterogeneity in micro-environmental conditions improving late-successional species establishment has been recently emphasized (Torroba *et al.* 2015; Alday *et al.* in revision). Conversely, it has been shown that some shrubs can favour the exotic species invasion (e.g. the shrub *Ericameria ericoides* enhances the invasive grass *Bromus diandrus* in the northern Californian coastal dunes; Kleinhesselink *et al.* 2014), and even some shrub species become invasive in the absence of suitable management practices (e.g. *Cytisus scoparius* in Australia and France; Fogarty & Facelli 1999; Prévosto *et al.* 2004). Therefore, the knowledge of factors determining the distribution and abundance of understory shrub species has important implications for plant diversity conservation (Roberts & Gilliam 1995; Corney *et al.* 2006) and forest management (Torras *et al.* 2009; Marrs *et al.* 2013), particularly in the context of future climate change (Zonneveld *et al.* 2009; Lindner *et al.* 2010).

Despite shrubs are key components of forest ecosystems, few efforts have been made to model their distribution or abundance (but see McKenzie & Halpern 1999; Weisberg *et al.* 2003), and even few simulation models of forest stand dynamics incorporate the response of understory vegetation layers (Corney *et al.* 2006). Most likely, the response of the understory is more complex than the response of overstory canopy cover. For example, moderate overstory cover may ameliorate extremes in microclimate that would otherwise be stressful for ground-layer plants, whereas dense overstory cover suppresses understory species regardless of environmental constraints (see McKenzie & Halpern 1999). Thus, one might assume a unimodal response of understory vegetation to forest biotic variables, such as overstory canopy cover (McKenzie & Halpern 1999), as well as to environmental gradients (Gauch & Whittaker 1972; ter Braak & Prentice 1988). Nevertheless, understory shrub species might not respond to the same regional complex environmental gradients that tree species, as reported for tropical forests (Duque *et al.* 2002; Comita *et al.* 2007); thus a deeper understanding of this issue is needed.

In this sense, our study describe the distribution patterns of main understory shrub species along the two main complex environmental gradients, previously identified (Olthoff *et al.* 2015) using data from third Spanish National Forest Inventory, as determinants of the tree forest compositional changes along a transitional area between the Atlantic and Mediterranean biographic regions in northern Spain. We also try to clarify whether shrubs respond to the same complex environmental gradients than trees, searching for patterns that relate tree dominant species in these forests with their understory species along both

coenoclines. Finally, we characterize the realized niche of shrub species along both coenoclines, taking into account that the species realized niche is conceived as a multidimensional response surface and is composed of both the fundamental requirements of the species and its function, e.g. interactions through competitive exclusion and facilitation with other species (e.g. Whittaker *et al.* 1973). Since functional groups are important components of ecosystem function (Young *et al.* 2005) we also group shrub species into taxonomical groups to improve the description of distribution patterns.

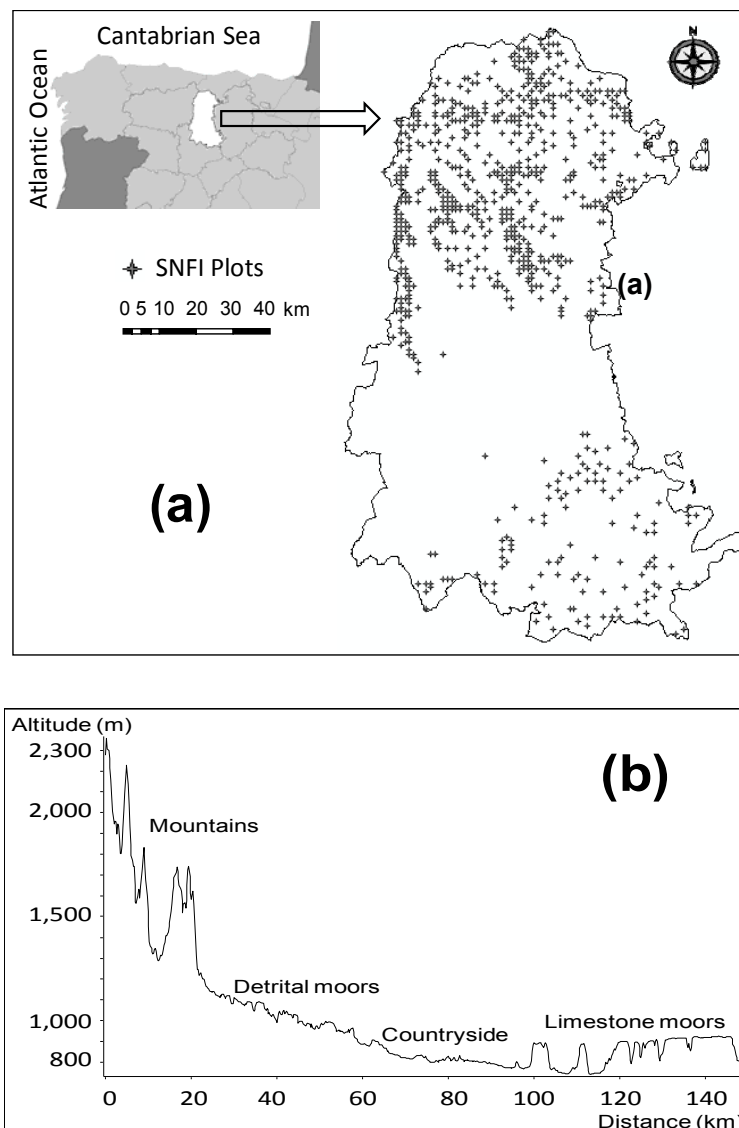
Our specific objectives are: 1) to assess whether understory shrub species respond to the same regional complex environmental gradients than tree species; 2) to determine whether shrub species exhibit a unimodal response to those environmental gradients; 3) to quantify shrub species optima and niche widths across the main gradients; and 4) to describe the distribution patterns of main shrub taxonomical groups along both coenoclines. The description of shrub species distributions and niche characteristics along complex environmental gradients will improve our ability to discuss potential conservation management goals or threats due to land use changes and future climate change.

## **Material and methods**

### *Study area and data source*

The climatic and environmental gradient studied runs from the north to the south of the Palencia province (northern Spain; 43°04'N and 41°46'N latitude and 3°53'W and 5°02'W longitude; Fig. 3.1a). The gradient length is of 140 km and comprises a high variety of landscapes and environmental conditions (Tejero de la Cuesta 1988; Sainz Ollero & Sanchez de Dios 2011) due to the confluence of two biogeographic regions (Atlantic and Mediterranean) and two geo-morphological units (the Cantabrian Range and the Castilian plateau), resulting in a great vegetation diversity (Ruiz de la Torre 2002). The climate changes from Alpine-South in the north to Mediterranean-North in the south (Metzger *et al.* 2005), and it is related to a complex topographic gradient (Fig. 3.1b), mainly determined by the presence of the Cantabrian Range in the north (altitude up to 2540 m), and the Castilian plateau (mean altitude ca. 800 m) in the central and southern parts of the province, with an increasing temperature and continentality, and decreasing precipitation (higher xericity) moving from north to south. Therefore the Palencia province provides an ideal case study to test woodland species distribution and niche characterization along broad heterogeneous environmental gradients from north to south.

Woody species data of 772 permanent field plots derived from the 3<sup>rd</sup> Spanish National Forest Inventory (3SNFI; 1997-2007) were considered for study (see Olthoff *et al.* 2015 for further details on plots selection, characteristics and distribution). The cover (%) of all woody species present in each plot was estimated from the 3SNFI database (see Olthoff *et al.* 2015). A total of 124 woody species (31 % trees and 69 % shrubs) were registered in the 772 selected plots. In this paper, only the 46 most abundant shrub species were considered for the analysis of species distribution and niche characterization. *Fabaceae*, *Rosaceae* and *Ericaceae* account as a whole for the 49 % of shrub genera and 44 % of shrub species.



**Fig. 3.1.** (a) Location of 772 field plots from 3SNFI considered for study along the province of Palencia into Spain, and (b) Topographic gradient of the Palencia province from the north (mountains) to the south (limestone moors), obtained from the official Spanish Digital Elevation Model (DEM 25 m; MDT2000 © Instituto Geográfico Nacional de España).

### *Coenoclines characterization*

A preliminary DCA ordination of the 772 plots selected for study (see Olthoff *et al.* 2015) showed that forest vegetation compositional changes along the Palencia province were mainly determined by the north-south topographic-climatic differences (primary coenocline), although a secondary coenocline also showed a turnover of species in relation to the slope gradient (steepness). Deciduous mountain forests, dominated by *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., are being replaced by *Q. pyrenaica* Willd. forests and those, as turn, by *Q. faginea* Lam. and *Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. forests as increasing aridity towards the south. Coniferous woodlands in the mountains and detrital moors (middle part of the province; Fig. 3.1b) include mainly *Pinus sylvestris* L. and *P. nigra* J.F.Arnold, whereas in the limestone moors of the south (Fig. 3.1b) dominate plantations of *P. halepensis* Mill., *P. pinea* L. and *Cupressus sempervirens* L.. There is also a turnover of tree species in relation to slope gradient, producing a separation between natural *Juniperus* spp., *Q. petraea*, *Q. pyrenaica* and *F. sylvatica* forests, located on steeply sloping sites, and pine plantations (*P. nigra*, *P. pinaster* Aiton) that dominates in flat areas. Consequently, it could be interesting to search for patterns that relate tree dominant species in the forests of the Palencia province with their understory shrub species along the main coenoclines identified.

### *Data analyses*

The abundance (cover percentage) of selected shrub species (46 species) and taxonomical groups mainly represented among shrubs (11 groups) along the main two coenoclines, previously identified (DCA1 and DCA2), were HOF modelled (HOF = Huisman-Olff-Fresco; Huisman *et al.* 1993), using the 'gravy' package (version 0.0-21, <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/softhelp/softalist.html>) in the R-language environment (version 2.15.3; <http://www.R-project.org>). HOF models are a means of describing species responses, which may result from both environmental conditions and intra- and inter-specific interactions (Lawesson & Oksanen 2002). These are a hierarchical set of five response models, ranked by their increasing complexity (Model I, no species trend; Model II, increasing or decreasing trend; Model III, increasing or decreasing trend below maximum attainable response; Model IV, symmetrical response curve; Model V, skewed response curve). The AIC statistic was used to select the most appropriate response model for each species (Burnham & Anderson 2002); smaller values of AIC indicate better (more parsimonious) models. Finally, the location of species optima ( $\mu$ ) and niche widths ( $2t$ ) for those species with unimodal responses were derived from the HOF models (Lawesson & Oksanen 2002). Afterwards, niche range overlap for every shrub species

pair was estimated using the 'nichelap' function, which calculates the proportion of the HOF-response range area of species *a* covered by the response range area of species *b* by integrating under the selected response curves (Lawesson & Oksanen 2002).

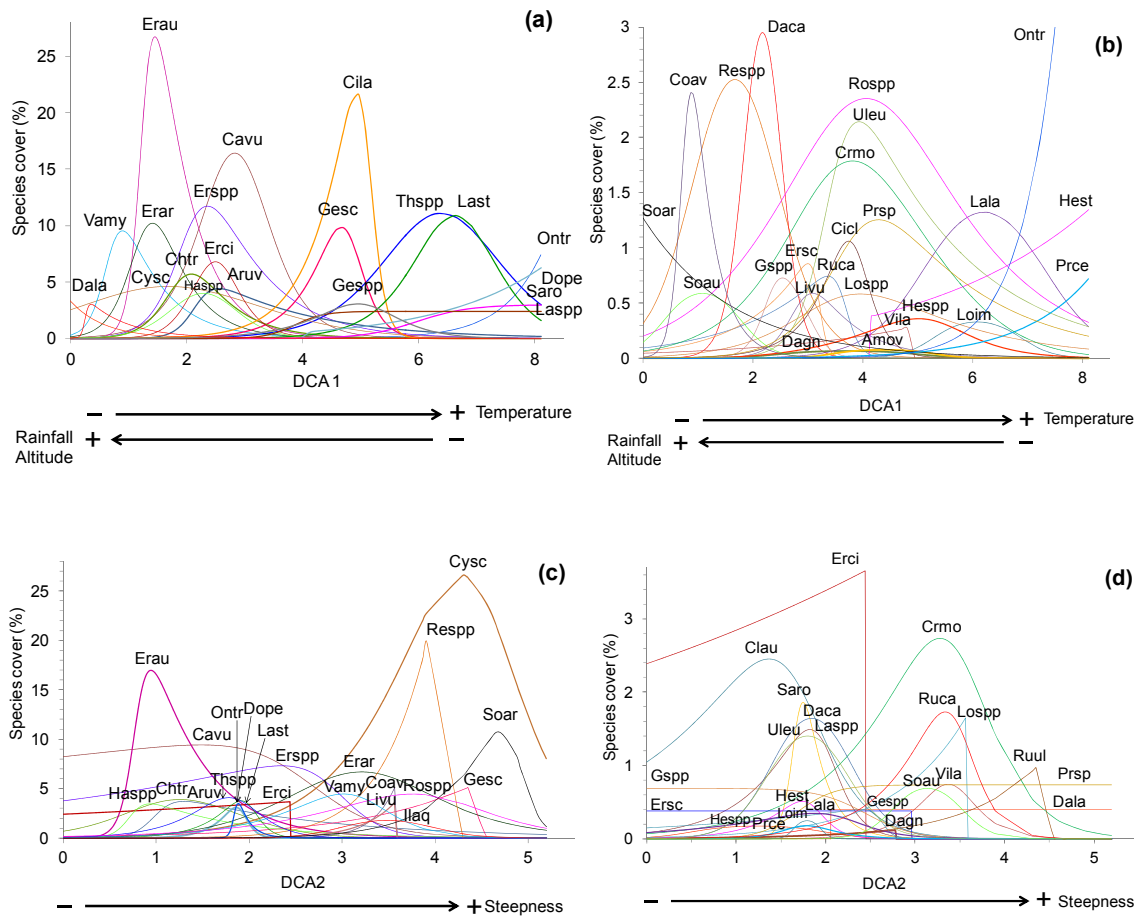
## Results

The most frequent understory shrub species along the studied gradient were *Ericaceae*: *Calluna vulgaris* (13.6 % of plots), *Erica* spp. (12.8 %) and *Erica australis* (10.1 %). Other shrub species from different families such as *Rosa* spp., *Cytisus scoparius*, *Thymus* spp., *Arctostaphylos uva-ursi*, *E. cinerea* and *E. arborea* were present in ca. 3-7 % of plots.

### *Shrub species responses along coenoclines*

Only six species didn't show unimodal response curves along DCA1 coenocline (Fig. 3.2a): *Lavandula* spp. and *Santolina rosmarinifolia* showed an increasing trend below maximum attainable response (HOF model III), *Daphne laureola* and *Sorbus aria* showed HOF model II with decreasing trend, and *Prunus* spp. and *Ononis tridentata* showed HOF model II with increasing trend. Among shrubs with unimodal response, ten showed symmetric unimodal response curves (model IV) and twenty eight skewed unimodal response curves (model V). The shrub species dominance showed a progression along DCA1 coenocline from high mountain shrubs (*Sorbus aucuparia*, *Ilex aquifolium* and *Vaccinium myrtillus*), or Atlantic shrubs (*Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica* and *Erica cinerea*) in the north of the Palencia province (DCA1 left-end) to more Mediterranean shrubs (*Thymus* spp., *Lavandula* spp., *Dorycnium pentaphyllum*, *Santolina rosmarinifolia* and *Ononis tridentata*) towards the south (DCA1 right-end).

Along DCA2 coenocline also six shrubs didn't show unimodal response curves (Fig. 3.2b): *Daphne laureola*, *Genistella* spp, *Erica scoparia* and *Prunus spinosa* showed HOF model III with an increasing trend, and *Cistus clusii* and *Amelanchier ovalis* showed HOF model II with increasing trend. Six shrub species showed symmetric unimodal response curves (model IV), and 33 shrubs skewed unimodal response curves (model V). The shrub species dominance showed a progression along DCA2 coenocline from shrubs dominating in rocky and steeply sloping sites (*Amelanchier ovalis*, *Ligustrum vulgare*, *Genista scorpius*; DCA2 right-end), to shrubs dominating in the limestone-moors flat lands (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Helianthemum* spp.; DCA2 left-end).



**Fig. 3.2.** HOF-derived response curves for shrubs in the Palencia province, relative to the first (a, b) and (c, d) second main coenoclines (DCA1 and DCA2, respectively). Graphs related to the same coenocline are separated for clarity of scale, including *Ononis tridentata* and *Erica cinerea* as a reference for DCA1 and DCA 2 respectively. Species codes not listed in Table 3.1: *Daphne laureola* L. = Dala, from *Thymelaceae* family.

### Species optima and niche widths along the coenoclines

The niche optima for shrub species with unimodal response along DCA1 coenocline (Table 3.1 and Fig. 3.2a), showed great variation among the species, with *Ilex aquifolium*, *Corylus avellana*, *Vaccinium myrtillus*, *Sorbus aucuparia*, *Erica arborea*, *E. australis*, *Cytisus scoparius* and *Retama* spp. and at the lower extreme ( $\mu < 2$ ), while several species had optima in the middle part of DCA1, e.g. *Rosa* spp., *Ulex europaeus*, *Lonicera* spp., *Daphne gnidium* and *Amelanchier ovalis* ( $\mu = 2.5-4.5$ ). A few species showed clear optima in the upper extreme ( $\mu > 6$ ), i.e. *Lavandula stoechas*, *Thymus* spp., *Lonicera implexa* and *Lavandula latifolia*. Finally, the niche optima of *Helichrysum stoechas* and *Dorycnium pentaphyllum* fall outside the sampled portion of the gradient (see Table 3.1, DCA1) and thus it was not possible to determine their optima and niche widths. In contrast, most species have niche optima at the lower extreme ( $\mu < 2$ ) of DCA2 coenocline, and only *Sorbus aria*, *Genista scorpius*, *Rubus ulmifolius* and *Cytisus scoparius* showed optima values towards the upper extreme ( $\mu > 4$ ; Table 3.1 and

Fig. 3.2b).

Most shrubs species had niche widths above 1 along DCA1 coenocline (Table 3.1), being *Rosa* spp. and *Cytisus scoparius* the species with the broadest niches ( $2t > 3$ ), while *Corylus avellana* and *Ilex aquifolium* had the narrowest ( $2t \leq 0.5$ ). Along DCA2 coenocline most shrubs species had niche widths below 1, being *Corylus avellana* and *Ononis tridentata* the species with the narrowest niches ( $2t = 0.14$ ), whereas only *Calluna vulgaris* obtained a niche width above 5 (Table 3.1).

**Table 3.1.** Location, along DCA1 and DCA2, of optimum ( $\mu$ ), top value (predicted maximum probability) and niche widths based on  $2t$  tolerances (see text for further explanation), for species with unimodal responses (HOF models IV and V). Data of *H. stoechas* and *D. pentaphyllum* for DCA1 are not available because their optima fall outside the sampled portion of the gradient.

Shrubs Species	Code	Family	Model	Optimum	Probability	2t-niche
<b>DCA1</b>						
<i>Rosa</i> spp. L.	Rosp	Rosaceae	V	4.062	0.024	3.178
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	Cysc	Fabaceae	V	1.689	0.046	3.148
<i>Lonicera</i> spp. L.	Lospp	Caprifoliaceae	V	3.953	0.006	2.712
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Crmo	Rosaceae	V	3.814	0.018	2.540
<i>Daphne gnidium</i> L.	Dagn	Thymelaceae	IV	3.734	0.001	2.388
<i>Prunus spinosa</i> L.	Prsp	Rosaceae	V	4.287	0.013	2.242
<i>Lavandula latifolia</i> Medik.	Lala	Labiatae	IV	6.208	0.013	2.210
<i>Thymus</i> spp. L.	Thspp	Labiatae	IV	6.389	0.111	2.012
<i>Helianthemum</i> spp. Miller	Hespp	Cistaceae	V	5.014	0.004	1.940
<i>Ulex europaeus</i> L.	Uleu	Fabaceae	V	3.932	0.021	1.864
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik.	Amov	Rosaceae	IV	4.373	0.001	1.698
<i>Retama</i> spp. Raf.	Respp	Fabaceae	IV	1.672	0.025	1.588
<i>Lonicera implexa</i> Aiton	Loim	Caprifoliaceae	IV	6.084	0.003	1.500
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	Aruv	Ericaceae	V	2.558	0.044	1.474
<i>Lavandula stoechas</i> L.	Last	Labiatae	V	6.621	0.109	1.421
<i>Genista</i> spp. L.	Gespp	Fabaceae	V	4.951	0.031	1.391
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Soau	Rosaceae	IV	1.082	0.006	1.360
<i>Viburnum lantana</i> L.	Vila	Caprifoliaceae	V	4.896	0.003	1.358
<i>Erica</i> spp. L.	Erspp	Ericaceae	V	2.365	0.117	1.281
<i>Rubus caesius</i> L.	Ruca	Rosaceae	V	3.365	0.007	1.236
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	Cavu	Ericaceae	IV	2.834	0.164	1.206
<i>Halimium</i> spp. (Dunal) Spach.	Haspp	Cistaceae	IV	2.294	0.040	1.156
<i>Chamaespartium tridentatum</i> (L.) P.E. Gibbs	Chtr	Fabaceae	V	2.082	0.057	1.028
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Livu	Oleaceae	V	3.087	0.006	1.009
<i>Erica arborea</i> L.	Erar	Ericaceae	V	1.417	0.102	0.894
<i>Cistus clusii</i> Dunal	Cicl	Cistaceae	V	3.741	0.011	0.835
<i>Genista scorpius</i> (L.) DC.	Gesc	Fabaceae	V	4.664	0.098	0.824
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Vamy	Ericaceae	V	0.900	0.095	0.815
<i>Erica cinerea</i> L.	Erci	Ericaceae	V	2.502	0.068	0.814
<i>Erica scoparia</i> L.	Ers	Ericaceae	V	3.365	0.009	0.781
<i>Genistella</i> spp.	Gspp	Fabaceae	V	2.539	0.007	0.753
<i>Cistus ladanifer</i> L.	Cila	Cistaceae	V	4.926	0.217	0.723
<i>Daboecia cantabrica</i> (Huds.) K.Koch	Daca	Ericaceae	IV	2.174	0.030	0.702
<i>Erica australis</i> L.	Erau	Ericaceae	V	1.459	0.267	0.697
<i>Corylus avellana</i> L.	Coav	Betulaceae	V	0.883	0.024	0.488
<i>Ilex aquifolium</i> L.	Ilaq	Aquifoliaceae	V	0.358	0.030	0.477
<i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench	Hest	Compositae	V			
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.	Dope	Fabaceae	V			

Table 3.1 (continuación)

DCA2						
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	Cavu	Ericaceae	V	1.483	0.094	5.545
<i>Erica cinerea</i> L.	Erci	Ericaceae	V	2.448	0.037	2.869
<i>Erica</i> spp. L.	Erspp	Ericaceae	V	2.347	0.073	2.464
<i>Rosa</i> spp. L.	Rospp	Rosaceae	V	3.758	0.045	1.692
<i>Erica arborea</i> L.	Erar	Ericaceae	V	3.208	0.067	1.607
<i>Cistus laurifolius</i> L.	Clau	Cistaceae	V	1.366	0.025	1.491
<i>Genista</i> spp. L.	Gespp	Fabaceae	V	2.398	0.004	1.487
<i>Helianthemum</i> spp. Miller	Hespp	Cistaceae	IV	1.245	0.002	1.384
<i>Lavandula latifolia</i> Medik.	Lala	Labiatae	V	1.876	0.003	1.320
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	Cysc	Fabaceae	V	4.275	0.266	1.293
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	Aruv	Ericaceae	V	1.298	0.037	1.266
<i>Chamaespartium tridentatum</i> (L.) P.E.Gibbs	Chtr	Fabaceae	V	1.252	0.039	1.265
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Crmo	Rosaceae	V	3.278	0.027	1.240
<i>Vaccinium myrtillus</i> (L.)	Vamy	Ericaceae	V	3.015	0.044	1.068
<i>Ilex aquifolium</i> (L.)	Ilaq	Aquifoliaceae	IV	3.479	0.018	0.986
<i>Ulex europaeus</i> (L.)	Uleu	Fabaceae	IV	1.798	0.014	0.912
<i>Daboecia cantabrica</i> (Huds.) K.Koch	Daca	Ericaceae	IV	1.842	0.016	0.906
<i>Halimium</i> spp. (Dunal) Spach.	Haspp	Cistaceae	V	0.934	0.035	0.805
<i>Sorbus aucuparia</i> (L.)	Soau	Rosaceae	IV	3.136	0.007	0.758
<i>Rubus caesius</i> (L.)	Ruca	Rosaceae	V	3.337	0.017	0.746
<i>Lavandula</i> spp. L.	Laspp	Labiatae	V	1.823	0.015	0.744
<i>Thymus</i> spp. L.	Thspp	Labiatae	V	1.780	0.041	0.718
<i>Viburnum lantana</i> (L.)	Vila	Caprifoliaceae	V	3.371	0.007	0.640
<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz	Soar	Rosaceae	V	4.706	0.107	0.618
<i>Genista scorpius</i> (L.) DC.	Gesc	Fabaceae	V	4.501	0.057	0.617
<i>Prunus</i> spp. L.	Prspp	Rosaceae	V	1.785	0.002	0.568
<i>Erica australis</i> (L.)	Erau	Ericaceae	V	0.946	0.170	0.561
<i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench	Hest	Compositae	V	1.738	0.005	0.558
<i>Daphne gnidium</i> (L.)	Dagn	Thymelaceae	V	2.781	0.001	0.520
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	Ruul	Rosaceae	V	4.467	0.011	0.427
<i>Lavandula stoechas</i> (L.)	Last	Labiatae	V	1.913	0.038	0.420
<i>Lonicera</i> spp. L.	Lospp	Caprifoliaceae	V	3.578	0.017	0.408
<i>Santolina rosmarinifolia</i> (L.)	Saro	Compositae	V	1.747	0.019	0.299
<i>Lonicera implexa</i> Aiton	Loim	Caprifoliaceae	IV	1.792	0.002	0.286
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.	Dope	Fabaceae	V	1.858	0.031	0.282
<i>Retama</i> spp. Raf.	Respp	Fabaceae	V	3.961	0.216	0.279
<i>Ligustrum vulgare</i> (L.)	Livu	Oleaceae	V	3.573	0.036	0.188
<i>Ononis tridentata</i> (L.)	Ontr	Fabaceae	V	1.885	0.035	0.136
<i>Corylus avellana</i> (L.)	Coav	Betulaceae	V	3.576	0.054	0.126

There were markedly asymmetric overlaps of response curves between many shrub species (see Tables 3.S1 and 3.S2 in Supplementary material). For example, *Rosa* spp. covered the entire DCA1 coenocline response (total range) of *Amelanchier ovalis*, *Daphne gnidium*, *Lonicera implexa* and *Viburnum lantana*, while the latter species each only occupied 2-6 % of the range of *Rosa* spp.; and *Rosa* spp. covered the entire DCA2 coenocline response (total range) of *Sorbus aucuparia*, *Prunus* spp., *Daphne gnidium*, *Lavandula latifolia*, *Helichrysum stoechas*, *Helianthemum* spp., *Santolina rosmarinifolia*, *Ononis tridentata* and *Lonicera implexa*, while the latter species each only occupied 1-6 % of the range of *Rosa* spp. However, there were several pairs of species that had fairly symmetric mutual overlaps along both coenoclines, e.g. *Genistella* spp. and *Ulex europaeus* (73 and 70 % respectively), *Thymus* spp. and *Lavandula stoechas* (100 and



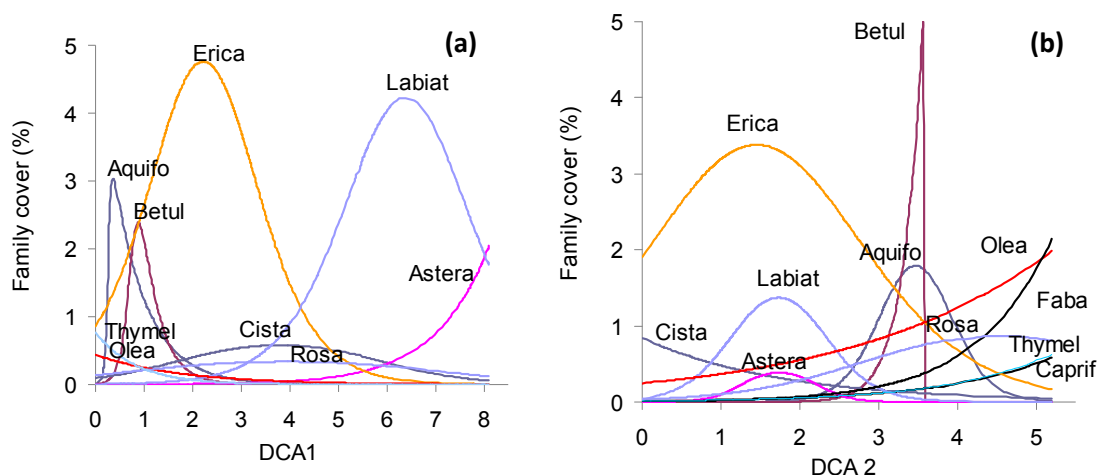
70 %), *Erica* spp. and *Calluna vulgaris* (72 and 87%) and *Vaccinium myrtillus* and *Erica arborea* (64 and 72 %) along DCA1 coenocline, or *U. europaeus* and *Lavandula* spp. (86 and 87 %), *Corylus avellana* and *Ligustrum vulgare* (84 and 83%), *Lonicera* spp. and *L. vulgare* (72 and 72 %), and *Daboecia cantabrica* and *L. stoechas* (67 and 83 %) along DCA2 coenocline.

The range overlaps among shrub species along DCA1 (see Table 3.S1 in Supplementary material) was generally less pronounced than along DCA2 (see Table 3.S2 in Supplementary material). The average overlap values indicated that *Rosa* spp., *Cytisus scoparius*, *Erica* spp., *Calluna vulgaris*, *Artostaphylos uva-ursi* dominate over the other species along both coenoclines (62-82 %), and *Erica australis*, *Crataegus monogyna*, *Vaccinium myrtillus*, *Erica arborea*, *Genista scorpius* also along DCA2 coenocline (61-78 %), whereas *Daphne gnidium*, *Amelanchier ovalis*, *Viburnum lantana* and *Ligustrum vulgare* were the most overlapped species along DCA1 and *Daphne gnidium*, *Prunus* spp., *Lonicera implexa*, *Helianthemum* spp., *Helichrysum stoechas*, *Lavandula latifolia* and *Genista* spp. along DCA2.

The height of the response ( $h$ ), i.e. probability of occurrence of species, was very low along both coenoclines, although in general lower probabilities were predicted along DCA2 (Table 3.1). Only *Erica australis* and *Cistus ladanifer* along DCA1, and *Cytisus scoparius* and *Retama* spp. along DCA2 showed probabilities of occurrence above 20 %. Probabilities below 4 % were predicted for most species along both coenoclines.

#### *Distribution patterns of main taxonomical groups along coenoclines*

Only *Fabaceae* and *Caprifoliaceae* showed indeterminate response curves (i.e. HOF model I), with low and constant cover (< 1%) along DCA1 coenocline. *Thymelaeaceae* and *Oleaceae* (HOF model II with decreasing trend) had greatest cover in the northern mountains with a subsequent reduction towards the south (DCA1 left-end; Fig. 3.3a). Only *Asteraceae* (HOF model II with increasing trend) showed an increasing trend as aridity increases towards the south (DCA1 right-end). The remainder taxonomical groups showed unimodal response curves (HOF models IV or V; Fig.3.3a and Table 3.2) with optima at different points along the gradient, for example: *Aquifoliaceae* and *Betulaceae* with optima in the northern mountains (DCA1 < 2), *Ericaceae* with optima in the transitional area between the Atlantic and Mediterranean conditions (DCA ≈ 2), *Rosaceae* and *Cistaceae* with optima in the middle part of the gradient (DCA ≈ 4), and *Labiatae* with optima at the right end of DCA1 coenocline, i.e. towards the south.



**Fig. 3.3.** HOF-derived response curves for main taxonomical groups among shrubs in the Palencia province, relative to the first **(a)** and **(b)** second main coenoclines (DCA1 and DCA2, respectively). *Fabaceae* (*Faba*) and *Caprifoliaceae* (*Caprif*) with HOF model I are not shown in Fig. 3a. Codes in Table 3.2, with the additional: *Thymelaeaceae* = *Thymel*; *Oleaceae*= *Olea*.

**Table 3.2** Location, along DCA1 and DCA2, of optimum ( $\mu$ ), top value (predicted maximum probability) and niche widths based on  $2t$  tolerances for taxonomical groups with unimodal responses (HOF model IV; only HOF model V for *Betulaceae* along both coenoclines and for *Aquifoliaceae* along DCA1).

Taxonomical group	Code	$\mu$	Top value	$2t$ -niche
<b>DCA 1</b>				
<i>Rosaceae</i>	Rosa	3.923	0.006	6.08
<i>Cistaceae</i>	Cista	3.786	0.010	4.10
<i>Labiatae</i>	Labiat	6.387	0.070	2.55
<i>Ericaceae</i>	Erica	2.224	0.079	2.25
<i>Betulaceae</i>	Betul	0.882	0.040	0.49
<i>Aquifoliaceae</i>	Aquifo	0.358	0.051	0.48
<b>DCA2</b>				
<i>Rosaceae</i>	Rosa	4.517	0.014	3.42
<i>Ericaceae</i>	Erica	1.454	0.056	2.71
<i>Labiatae</i>	Labiat	1.734	0.023	1.23
<i>Asteraceae</i>	Astera	1.742	0.006	0.95
<i>Aquifoliaceae</i>	Aquifo	3.469	0.030	0.94
<i>Betulaceae</i>	Betul	3.574	0.087	0.13

Along the slope gradient (DCA2 coenocline), any taxonomical group showed HOF model I, only *Cistaceae* (HOF model II with decreasing trend) decreased its cover towards the steepest sites (DCA2 right-end), whereas *Fabaceae*, *Thymelaeaceae*, *Oleaceae* and *Caprifoliaceae* (HOF model II with increasing trend) increased their cover towards the steepest sites (DCA2 left-end). The remainder of taxonomical groups showed unimodal response curves (HOF models IV or V; Fig. 3.3b and Table 3.2) with optima at different points along the gradient: *Aquifoliaceae*, *Betulaceae* and *Rosaceae* with optima towards the steepest sites, and *Asteraceae*, *Ericaceae* and *Labiatae* with optima towards the less sloping sites.

## Discussion

### *Shrub species distribution patterns along the coenoclines and relationship with forest's tree composition*

The species distribution pattern of main shrub species along the DCA1 coenocline reflected the well know gradient in environmental conditions through the Palencia province (Tejero de la Cuesta 1988), from the understory shrubby vegetation associated to more Atlantic, cold and moist forests on moderately acid and rich soils of the mountains in the north (DCA1 left-end; Fig. 3.2a), to the more heliophilous shrubby understory characteristic of more xeric Mediterranean forests on limestone and gypsum soils in the south (DCA1 right-end). Associated to the Atlantic deciduous broadleaf forests of *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* in the north appears an understory constituted by *Daphne laureola*, *Erica arborea*, *Vaccinium myrtillus* and *Corylus avellana*, which is also highly mixed with *Sorbus aucuparia* and *Ilex aquifolium* under the *Betula pubescens* Ehrh. forests located in the moist valleys of the mountains. As the gradient is moving through the south, and associated to *Quercus pyrenaica* forests, the understory is going replaced by Atlantic shrubs, dominated by *Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica*, *Erica cinerea*, *E. scoparia*, *Chamaspartium tridentatum* and *Halimium* spp. that constitute the substitution shrubby understory of more humid woodlands. In turn, this understory is going replaced by more xerophytic and thermophilic shrub species such as *Thymus* spp., *Lavandula* spp. and *Helichrysum stoechas* (right-end of DCA1) dominating under *Quercus ilex* subsp. *ballota*, *Q. faginea* and *Juniperus thurifera* forests. The shrub-understory of conifer woodlands in the cold and rainy mountains of the north (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata* Mill. ex Mirb.) is mainly composed by *Erica arborea* (DCA1 left-end), whereas in the limestone moors of the south, under *Pinus halepensis*, *P. pinea* and *Cupressus sempervirens* plantations, dominated heliophilous and summer drought shrub species

such as *Prunus* spp., *Dorycnium pentaphyllum*, *Santolina rosmarinifolia* and *Ononis tridentata* (DCA1 right-end); being *O. tridentata* typical of gypsum soils.

DCA2 coenocline show a turnover of shrub species in relation to the slope gradient (steepness), from those dominating on steeply sloping sites occupied by *Juniperus* spp. and *Q. pyrenaica* forests, with understory of *Amelanchier ovalis* and *Ligustrum vulgare* on locations with large rocky outcrops and *Genista scorpius* in the foothills of the slopes (DCA2 right-end), to the limestone moors flat lands where calcicolous shrubs such as *Arctostaphylos uva-ursi* cover the shady soils of *Pinus pinaster* and *P. nigra* woodlands, and the more xerophytic *Helianthemum* species constituted the understory of *P. nigra* woodlands (DCA left-end).

As expected, unimodal response curves among shrubs were highly frequent (86 % of HOF modelled species), as previously found for trees along the same coenoclines (87 % of HOF modelled species; Olthoff *et al.* 2015), given the fairly length and complexity of the environmental gradients considered, which suggests a large amount of compositional turnover in the forests along the north-south environmental gradient analysed (Olthoff *et al.* 2015). These results are in accordance with Økland (1990) who state that the relative frequency of monotonous (HOF models II or III) and unimodal (HOF models IV or V) response curves shifts in favour of the later when the amount of compositional turnover along gradients increases. In addition, when compositional turnover increased also indeterminate response curves (HOF model I) are expected to be less frequent (Økland 1990; Rydgren *et al.* 2003). These expectations are in agreement with the absence of indeterminate response curves and the low percentage of species showing monotone response curves found in this study, as it was also found by Lawesson and Oksanen (2002) in Danish forests, suggesting that unimodal curves are very more common among plant species along long-gradients with high species turnover (Rydgren *et al.* 2003), thus the shape of species response is mainly determined by gradient properties such as length.

Although we found a higher percentage of skewed vs. symmetric unimodal response curves (85 vs. 15 % along DCA1 and 74 vs. 26 % along DCA2; model IV vs. model V), contrary to expected for long length gradients (Rydgren *et al.* 2003), only a few species showed distinct skew (*Ilex aquifolium* along DCA1 and *Corylus avellana*, *Ligustrum vulgare* or *Daphne gnidium* along DCA2) and most of them have their optima near gradient end points according to Rydgren *et al.* (2003). Furthermore, even with long gradients a considerable fraction of species having truncated realized response curves is

expected to be found, because their optima fall outside the sampled portion of the gradient (ter Braak & Looman 1986). This could explain why the response curves shape of *Helichrysum stoechas* and *Dorycnium pentaphyllum* along DCA1 (Fig. 3.2a), which showed HOF model V, do not correspond with expected shape for this model, probably because their niche optima fall outside the environmental gradient associated to DCA1, particularly to the right end point.

#### *Species optima and niche widths across the main coenoclines*

The lower probability of occurrence of shrub species, in comparison with tree species (see Olthoff *et al.* 2015), along both coenoclines might be due to the no sufficiently exhaustive shrub sampling carried out during the 3SNFI, which only record the main shrub species per field plot, i.e. those with cover above 2 %. Moreover, it should be noted that shrub species identification in the 3SNFI is limited to a predefined list of 169 taxa (125 species, 42 genera and 2 subfamilies), where individual species are differentiated if they are frequent or considered important enough and can be successfully identified by the field crews, while the rest of the species are grouped mostly at the genus level (see Torras *et al.* 2009). Most shrub species with the highest probability of occurrence along both coenoclines ( $30\% > h > 10\%$ ) have their optima towards the ends of the ecological gradients, but they do not have the highest niche widths contrary to found for tree species along the same coenoclines (Olthoff *et al.* 2015). In contrast, most shrub species with wide niche ( $2t > 1.5$ ) along both coenoclines have their optima in the middle part of the gradients.

*Rosa* spp. and *Cytisus scoparius* along DCA1 and *Calluna vulgaris* along DCA2 have extraordinarily wide niches ( $2t > 3$ ). It seems, that species occupying environments with sharp contrast (e.g. *Rosa* spp. in the mountains and limestone moors, *C. scoparius* in the mountains and detrital moors, and *Calluna vulgaris* as indicator of soil impoverishment in both forest gaps and dense forests on slightly slope lands) and consequently found under diverse ecological conditions have broader niches (Lawesson & Oksanen 2002).

The narrowest niches of *Ilex aquifolium* along DCA1 and *Corylus avellana* along both coenoclines may be explained by their highly specialized habitats into the mountains, both associated to Atlantic deciduous broadleaf forests of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Betula pubescens*. The narrowest niches of *Ononis tridentata* along DCA2 coenocline could be explained because of its preference for limestone or gypsum soils under the *Q. ilex* subsp. *ballota* forests of the south.

As expected, niche location of certain trait related shrub species are closely located (*Lavandula latifolia* and *L. stoechas* in DCA1 or *Erica cinerea* and *Erica* spp. in DCA2, Table 3.1; Thuiller *et al.* 2004), however, there is a considerable low overlap of ranges between many species along the first coenocline, indicating high species turnover rate from north to south of the gradient. The rather balanced relations between the forest shrub species, indicating species co-existence (Lawesson & Oksanen 2002), are common, e.g. *Thymus* spp. and *Lavandula stoechas* in limestone moors, *Erica* spp. and *Calluna vulgaris* in detrital moors, and *Vaccinium myrtillus* and *Erica arborea* in the mountains. These results seem to support the idea that shrub species with niches located in the central and higher DCA1 coenocline are able to move northwards (DCA1 left-end) in response to predicted climate change scenarios (Lindner *et al.* 2010). In contrast, shrub species growing at the mountainous edge of the gradient (e.g. *Ilex aquifolium*, *Corylus avellana*, *Daboecia cantabrica*, *Erica australis*, *Erica arborea*, *Vaccinium myrtillus*) have more specialized niches and only can move in altitude (Lindner *et al.* 2010). In the second coenocline related to steepness, niche location of several species (e.g. *Dorycnium pentaphyllum*, *Ononis tridentata*, *Lavandula stoechas*) are very close with optima around two, whereas *Helianthemum* spp. and *Halimium* spp. (*Cistaceae*) are mainly located at lower optima values and *Sorbus aria*, *Genista scorpius* and *Rubus umifolius* at higher values, indicating that they are specialists species of specific habitat position (steepness). In contrast, *Calluna vulgaris* is more generalists, with a wide distribution along the steepness gradient, but with a strong asymmetry in the overlap indicating some preferences towards less steeped sites (Ruiz de la Torre 2002).

With respect to main taxonomical groups, *Cistaceae* family, considered as indicators of Mediterranean conditions (García Antón *et al.* 2002), has a broad niche width along DCA1, with optimum to the middle-north part of the gradient, marking the division between the Atlantic and Mediterranean conditions. *Cistaceae* family also shows preference towards sites with less steep (left end of DCA2 coenocline) as well as *Labiatae* and *Asteraceae* taxonomical groups. *Fabaceae* (with constant cover along DCA1) and *Rosaceae* (with broadest niche widths along both coenoclines) are more generalists (Rivas-Martínez *et al.* 2002) and distributed through almost the whole DCA1 and DCA2 coenoclines, although their cover increase towards the steepest sites, in both Atlantic and Mediterranean locations.

## Conclusions

Shrub species through the Palencia province respond to the same environmental gradients that tree species, i.e. the north-south topographic-climatic gradient (primary coenocline) and the slope gradient (secondary coenocline). This make possible to relate tree dominant species with their understory shrub species along the main coenoclines identified (i.e. topographic-climatic and steepness). In particular, the distribution pattern of main shrub species along these two main coenoclines is consistent with the identification of five main groups of shrub species according to their serial position, as proposed San Miguel *et al.* (2004): (1) high mountains and (2) Atlantic shrublands that constitute the substitution shrubby understory of more humid woodlands; (3) shrubs of forest edges and moist thickets that constituted the first successional stage towards more humid forests; (4) limestone shrublands of degradation of *Q. ilex* and *Q. faginea* forests; and (5) shrublands of loamy and gypsum moors.

This study also provides evidence for the generality of unimodal plant species response curves, if the gradient in question comprises a sufficient amount of compositional turnover. As found for tree species, shrubs occupying environments with sharp contrast through the gradient or transitional environments between different morpho-structural units have broadest niches, whereas those species occupying localized habitats showed the narrowest niches. This has very important implications for management since species with narrowest niches, especially along the topographic-climatic coenocline (DCA1), are the most sensitive species to climate change projections with a potential major loss of climate niche space (Lindner *et al.* 2010). Moreover, although the analysis of forest inventory data from different dates will help practitioners to identify easily differences in species distribution patterns and changes in niche sizes, being possible to relate them with environmental or management changes, more predictable indicators for the shrub layer could be identified solving the limitations on the taxonomic identification for shrub species in the 3SNFI, where not all individual species are differentiated.

## Acknowledgements

We thank Ángel Cristóbal Ordóñez, technician of the Sustainable Forest Management Research Institute (University of Valladolid-INIA), for assistance in the use of 3SNFI database.

## References

- 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., Zaldívar P., Torroba-Balmori P., Fernández-Santos B., Martínez-Ruiz C. (in revision) Natural forest expansion on reclaimed coal mines in Northern Spain: the role of native shrubs as suitable microsites. *Environmental Science and Pollution Research* (in revision).
- Burnham K.P., Anderson D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M., Gómez-Aparicio L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12:352-358.
- Comita L., Condit R., Hubbell S. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95:482-492.
- Corney P., Le Duc G., Smart S., Kirby K., Bunce R., Marrs R. 2006. Relationships between the species composition of forest field-layer vegetation and environmental drivers assessed using a national scale survey. *Journal of Ecology* 94:383-401.
- Duque A., Sánchez M., Cavelier J., Duivenvoorden J. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18:499-525.
- Fogarty G., Facelli J.M. 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. *Plant Ecology* 144:27-35.
- García Antón M., Maldonado J.C.M., Sainz Ollero H. 2002. Fitogeografía histórica de la Península Ibérica. In: Pineda F., de Miguel J., Casado M., Montalvo J. (coord.), *La diversidad biológica de España*. Prentice Hall, Madrid, pp. 45-63.
- Gauch H.G., Whittaker R.H. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53:446-51.
- Gómez-Aparicio L., Gómez J.M., Zamora R., Boettinger J.L. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16:191-198.
- Gordillo E. 2002. Metodología para la caracterización de la biodiversidad en el Inventario Forestal Nacional. In: Bravo F., Del Río M., del Peso C. (eds.), *El Inventario Forestal Nacional, elemento clave para la gestión forestal sostenible*. Fundación General Universidad de Valladolid, pp. 37-55.
- Hansen A.J., Garman S.L., Marks B., Urban D.E. 1993. An approach for managing vertebrate diversity across multiple use landscapes. *Ecological Applications* 3:481-496.
- 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.
- Jukes M.R., Peace A.J., Ferris R. 2001. Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *Forest Ecology and Management* 148: 271-286.
- Kleinhesselink A., Magnoli S., Hall Cushman J. 2014. Shrubs as ecosystem engineers across an environmental gradient: effects on species richness and exotic plant invasion. *Oecologia* 175:1277-1290.
- Lawesson J.E., Oksanen J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science* 13:279-290.
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., García-Gonzalo J., Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709.
- Marrs R.H., Kirby K.J., Le Duc M.G., McAllister H., Smart S.M., Oksanen J., Bunce R.G.H., Corney P.M. 2013. Native dominants in British woodland – a potential cause of reduced species-richness? *New Journal of Botany* 3:156-168.



- Mckenzie D., Halpern C. 1999. Modeling the distribution of shrubs species in Pacific Northwest forests. *Forest Ecology and Management* 114:293-307.
- Metzger M., Bunce R., Jongman R., Múcher C., Watkins J. 2005. A climatic stratification of the environment of Europe. *Global Ecology and Biogeography* 14:549-563.
- 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* 24:39-46.
- Muhammed H., Maalouf J.P., Michalet R. 2013. Summer drought and canopy opening increase the strength of the oak seedlings–shrub spatial association. *Annals of Forest Science* 70:345-355.
- Økland R.H. 1990. Vegetation ecology: theory methods and applications with reference to Fennoscandia. *Sommerfeltia Supplement* 1:1-233.
- Olthoff A., Martínez-Ruiz C., Alday J.G. 2015. Distribution patterns of forest species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from forest inventory data. *Forestry* doi:10.1093/forestry/cpv031.
- Prévosto B., Robert A., Coquillard P. 2004. Development of *Cytisus scoparius* L. at stand and individual level in a mid-elevation mountain of the French Massif Central. *Acta Oecologica* 25:73-81.
- Rivas-Martínez S., Díaz T.E., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousa M., Penas A. 2002. Vascular Plant Communities of Spain and Portugal. *Itinera Geobotanica* 15:1-922.
- Roberts M.R., Gilliam F.S. 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: Implications for forest management. *Ecological Applications* 5:969-977.
- Rodríguez-García E., Ordóñez C., Bravo F. 2011. Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate of *Pinus pinaster* Ait. seedlings of different sizes. *Annals of Forest Science* 68:337-346.
- Ruiz de la Torre J. 2002. Vegetación forestal española. In: Pineda F., de Miguel J., Casado M., Montalvo J. (coord.), *La diversidad biológica de España*. Prentice Hall, Madrid, pp. 65-79.
- Rydgren K., Økland R.H., Økland T. 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *Journal of Vegetation Science* 14:869-880.
- Sainz Ollero H., Sánchez de Dios R. 2011. Diversidad de paisajes españoles. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 9:109-155.
- San Miguel A., Roig S., Cañellas I. 2004. Fruticeticultura. Gestión de arbustados y matorrales. In: Montero G, Serrada R (eds.), *Compendio de Silvicultura Aplicada en España*. DGCONA, Madrid, pp. 1-51.
- Tejero de la Cuesta J. (coord.) 1988. Análisis del medio físico de Palencia: delimitación de unidades y estructura territorial. Junta de Castilla y León, Consejería de Fomento, Valladolid.
- ter Braak C.I.F., Prentice I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Advance in Ecological Research* 18:271-313.
- ter Braak C.J.F., Looman C.W.N. 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio* 65:3-11.
- Thuiller W., Lavorel S., Midgley G., Lavergne S., Rebelo T. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85:1688-1699.
- Torras O., Martín-Queller E., Saura S. 2009. Relating landscape structure, environment and management to biodiversity indicators estimated from forest inventory data in Catalonia (NE Spain). *Forest Systems* 18: 322-337.
- 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.

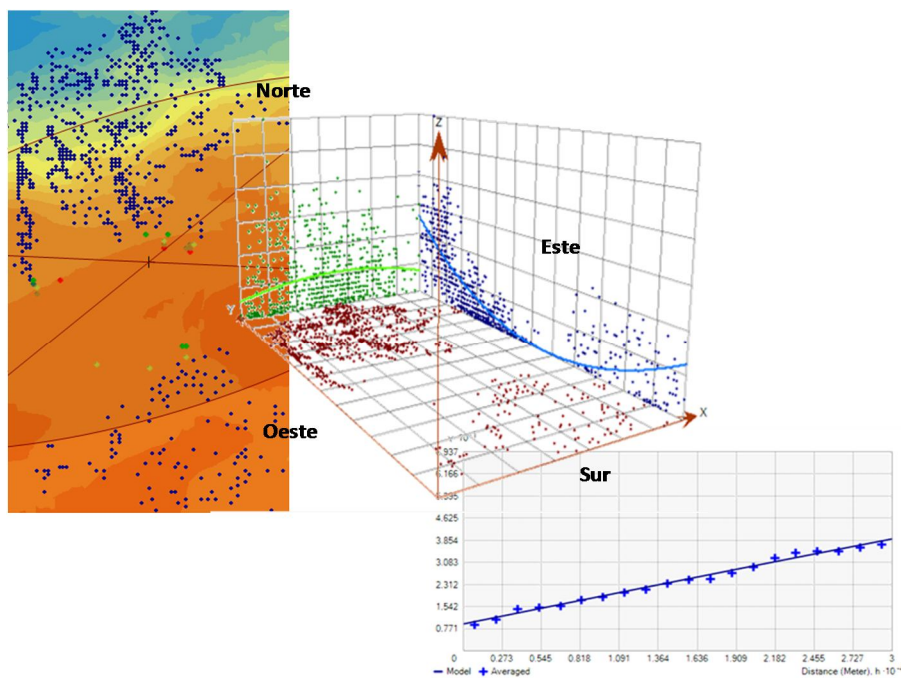
- Tudor O., Dennis R.L.H., Greatorex-Davies J.N., Sparks T.H. 2004. Flower preferences of woodland butterflies in the UK: nectaring specialists are species of conservation concern. *Biological Conservation* 119:397-403.
- Wardhaugh A.A. 1997. The terrestrial molluscan fauna of some woodlands in north east Yorkshire England: a framework for quality scoring and association with old woodland flora. *Journal of Conchology* 36:19-30.
- Weisberg P.J., Hadorn C., Bugmann H. 2003. Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 122:273-286.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. 1973. Niche, habitat and ecotype. *The American Naturalist* 107:321-338.
- Young T.P., Petersen D.A, Clary J.J. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8:662-673.
- Zonneveld M., Koskela J., Vinceti B., Jarvis A. 2009. Impact of climate change on the distribution of tropical pines in Southeast Asia. *Unasylva* 231/232:24-29.





## Capítulo 4

# Mapeo de patrones de vegetación forestal en un área de transición Atlántico-Mediterránea mediante integración de técnicas de ordenación y geoestadística



Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente manuscrito:

Olthoff A., Gómez C., Alday J.G, Martínez-Ruiz C. Mapping forest vegetation patterns in an Atlantic-Mediterranean transitional area by integration of ordination and geostatistical techniques (Enviado a Forest Ecology and Management)



## Resumen

En este estudio se construye un mapa temático de vegetación que describe los patrones de variación espacial de las comunidades de especies forestales (árboles y arbustos) en un área de transición Atlántico-Mediterránea, en el norte de España. Para ello se emplea un análisis combinado de ordenación de coenoclinas con kriging ordinario (herramienta geoestadística) sobre los datos de 772 parcelas de campo del Tercer Inventario Forestal Nacional. Los objetivos fueron (i) modelizar la variabilidad espacial de las comunidades de vegetación forestal a lo largo de un gradiente ambiental complejo o principal coenoclina, (ii) modelizar las variables ambientales significativas en relación con la principal coenoclina, y (iii) generar una base de datos cartográfica que describa la distribución de los bosques a lo largo de la principal coenoclina. El semivariograma empírico mostró una fuerte estructura espacial de la composición de especies forestales a lo largo del complejo gradiente estudiado, es decir, el gradiente climático-topográfico de norte a sur de la provincial de Palencia (coenoclina principal). En general, existe un continuo incremento gradual de la semivarianza con la distancia *lag*, que sugiere un recambio gradual norte-sur (gradiente atlántico-mediterráneo) de la composición de las especies forestales, acorde con las variaciones topográfico-climáticas recogidas por el DCA1. El semivariograma también muestra dos cambios principales en su pendiente sugiriendo la existencia de dos escalas de variación espacial. El mapa de interpolación mediante kriging para las comunidades vegetales a lo largo de la coenoclina DCA1 mostró un patrón de distribución espacial de las comunidades de vegetación forestal (árboles y arbustos) de norte a sur, en concordancia con la variación espacial de las variables ambientales significativas a lo largo de la coenoclina DCA1. Se concluye que el enfoque de la geoestadística multivariante introducido en este trabajo es una técnica adecuada para el análisis espacial global de los sistemas forestales utilizando datos de inventarios nacionales. Se espera que el uso de diferentes mapas que describen cambios en la vegetación así como en las variables ambientales (por ejemplo, temperatura, precipitación, pendiente) sea una herramienta eficaz para la gestión forestal integrada y la planificación del territorio.

**Palabras claves:** Técnicas de ordenación, coenoclina, variograma, kriging ordinario.

## Abstract

Forest-vegetation assemblages are dependent on a number of factors, including climatic and topographic variables. The spatial patterns of variation in forest-vegetation assemblages in a transitional area between the Atlantic and Mediterranean biogeographic regions (northern Spain) were mapped. We combined an analysis of ordination coenoclines with ordinary kriging (geostatistics tool) over data acquired in 772 field plots from the third Spanish National Forest Inventory. The aims were (i) to model the spatial variability of the forest-vegetation assemblages along the main complex environmental gradient or coenocline, (ii) to model significant environmental variables in relation with the main coenocline, and (iii) to produce a detailed cartographic database portraying the distribution of forests along the main coenocline analysed. The best fitted empirical semivariogram revealed a strong spatial structure of forest species composition along the complex environmental gradient considered, that is, the main coenocline or climatic-topographic gradient from north to south of the Palencia province. The steady and gradual increase of semivariance with a marked lag distance indicates a gradual turnover of forest assemblages from north to south according to the climatic-topographic variations. Two changes in the slope of the semivariogram suggest the existence of two different scales of spatial variation. The interpolation map by kriging of forest vegetation assemblages along the main coenocline shows a clear spatial distribution pattern of trees and shrubs from north to south in accordance with the spatial variation of significant environmental variables along the main coenocline. We conclude that the multivariate geostatistical approach introduced in this paper is a suitable technique for spatial analysis of forest systems employing data from national forest inventories based on data from field plots located over a regular or variable network. The development of an assortment of maps describing vegetation changes and variation in environmental variables (e.g. temperature, precipitation, steepness) is expected to be a suitable tool for an integrated forest management and planning.

**Keywords:** Ordination techniques, coenocline, variogram, ordinary kriging.

## Introduction

Describing spatial patterns of ecological structures, such as species distributions, composition or diversity has long been a major concern in ecology (Legendre 1993; Dray *et al.* 2012). Spatial structure in plant communities arises from a variety of factors that fall



into three broad groups (see Wagner 2003): (1) morphological factors, such as plant size or dispersal mechanism, which influence the spatial aggregation within a population; (2) interspecific interactions within a community; and (3) the response to environmental factors, which are themselves spatially arranged (Kershaw 1964; Koenig 1999; Dale 2000). Hence the composition of species assemblages is an integrative response variable which variability may be explained by the complex interplay among several structuring factors. Those factors are in turn variable, particularly in areas of heterogeneous environmental conditions (Dray *et al.* 2012). Although determining the specific processes involved in the creation of a given plant pattern is not possible by just observing its spatial distribution (Maestre *et al.* 2005), a thorough analysis of the spatial variation in the assemblage of species may help inferring the processes that shape the ecological communities (Kienel & Kumke 2002; Dray *et al.* 2012; Öpik *et al.* 2014; Park & Lee 2014). It is not surprising that spatial pattern analysis has received substantial attention by plant ecologists in the last decades (Legendre & Fortin 1989; Cressie 1993; Goovaerts 1999; Dale 2000; Wagner 2003; Maestre *et al.* 2005) and that numerous methods for quantifying spatial patterns have been developed (e.g. Goovaerts 1997; Perry *et al.* 2002; Dray *et al.* 2012; de la Cruz & Maestre 2013).

Although plant community composition and diversity result from processes at different levels of biological organization operating in a spatially structured environment (Wagner 2003), the majority of the ecological literature has treated, in the past, spatial structure as a problem rather than as information (see Wagner 2003; Maestre *et al.* 2005). Existing problems for significance tests due to spatial autocorrelation have been stressed, whereas the additional insights that could be gained from spatial analysis have not been given sufficient relevance (Legendre 1993; Koenig 1999; Peres-Neto & Legendre 2010). When ecologists analyzed variation in plant communities, they either focused on plant-environment interactions using constrained and unconstrained ordination methods that ignore spatial structure, or they described the pattern in one or two species without taking into account the spatial structure caused by environmental factors or community-level processes (Wagner 2003). Nowadays, the availability of high performance computers and the development of permutation procedures permit the use of ordination methods for evaluating ecological hypotheses in an inferential framework (see Manly 1997). More specifically, the incorporation of space as an explicit component in these analyses represents a further step toward the objective of uncovering unmeasured or unmeasurable ecological processes (McIntire & Fajardo 2009).

Geostatistics facilitate inference of the spatial structure of any variable of interest for which some measurements exist, estimating through a modelled variogram (or semivariogram) the scale and direction of spatial variability. Interpolation techniques such as kriging enable detailed mapping of the spatial distribution of values, providing an estimation of the error committed at each punctual estimation (Goovaerts 1999; Gallardo and Maestre 2008; Park and Lee 2014). On the down side, geostatistical techniques have limited capacity to handle large multivariate datasets, and to assess the causes of variation quantitatively (Kienel and Kumke 2002). Considering the main axes of some ordination approach rather than individual variables, may to some extent lessen the limitation to deal with large multivariate datasets (Legendre and Fortin 1989; Wackernagel 1995). For quantitative analysis of the causes of variation partial canonical analysis and variation partitioning may be used (Borcard et al. 1992).

There is an increasing awareness of the importance of the spatial distribution of variables and processes in ecology (Helm *et al.* 2014). The capacity to acquire measurements with precise spatial location provided by global positioning systems (GPS), as well as to store, analyse, visualize, and interpret those data within a geographical information system (GIS), provide for an ever increasing number of datasets spatially referenced and susceptible of spatial analysis (Wagner 2003). This is the case of datasets derived from national forest inventories, e.g. in European countries and particularly in Spain. The Spanish National Forest Inventory (SNFI) provides quantitative data of forest species abundance and local environmental variables in a network of geo-referenced field plots across the entire country. Plot data can be used, among other things, for describing and explaining spatial forest-vegetation compositional changes along broad heterogeneous environmental gradients. The Palencia province, located in northern Spain, provides an ideal case study for this purpose, as it comprises different biogeographic regions (Atlantic and Mediterranean) and geo-morphological units (Cantabrian Range and Castilian plateau) that result in a high variety of landscapes and environmental conditions (Tejero de la Cuesta 1988) and, in turn, in a considerable vegetation diversity (Olthoff et al. 2015a).

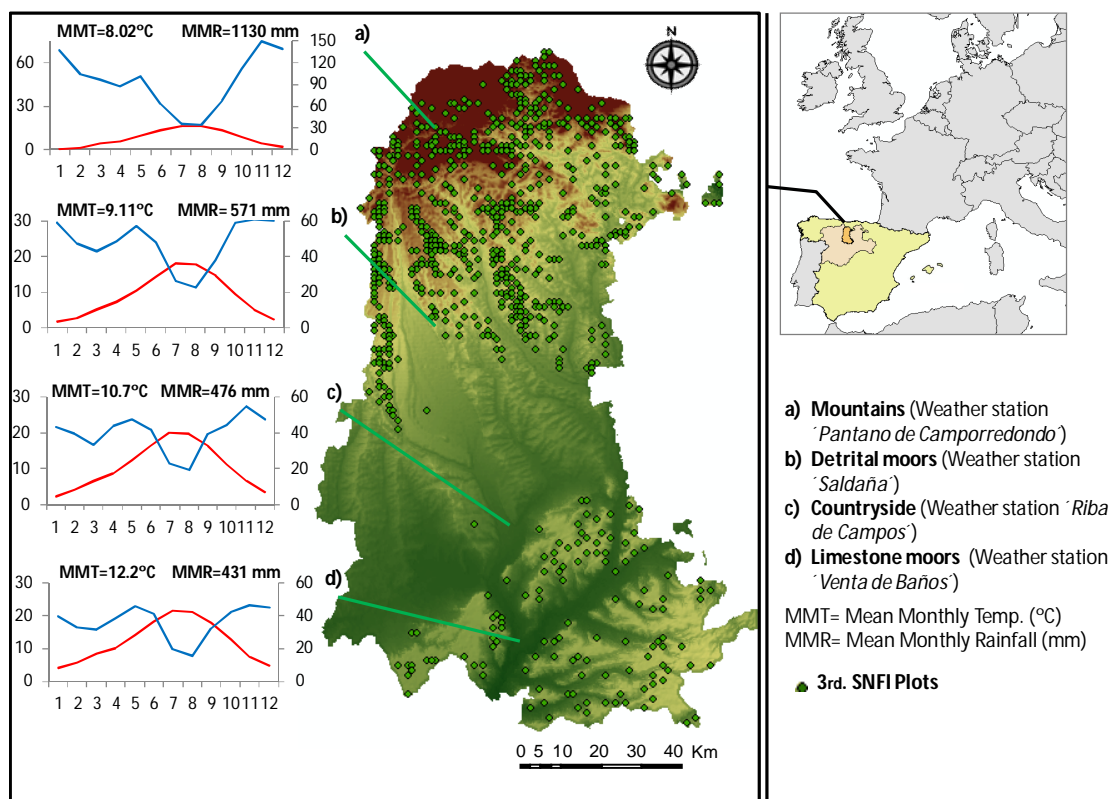
Olthoff et al. (2015a) identified the spatial variation of forest species assemblages along the complex topographic-climatic gradient of a transitional area between the Atlantic and Mediterranean biographic regions in northern Spain, with data from 772 field plots from the third Spanish National Forest Inventory (3SNFI). In this work, we combined the analysis of ordination coenoclines with ordinary kriging, a powerful geostatistics tool, for description and mapping of that spatial variation. The aims are (i) to model the spatial

variability of the forest-vegetation assemblages along the main complex environmental gradient or coenocline, (ii) to model significant environmental variables in relation with the main coenocline, and (iii) produce a detailed cartographic database portraying the distribution of forests along the main coenocline.

## Material and methods

### Study area

This study was conducted in the Palencia province (43°04'N to 41°46'N latitude and 3°53'W to 5°02'W longitude), which represents a transitional area between the Atlantic and Mediterranean biographic regions in northern Spain (Fig. 4.1). There is a strong climate variation from north to south, along a gradient of 140 km in length, that relates to a complex topographic gradient determined by the presence of the Cantabrian Range in the north (altitude up to 2540 m), and the Castilian plateau (mean altitude ca. 800 m) in the middle and southern parts of the province. From north to south, there is a notorious increase in temperature as well as a decrease in precipitation (higher xericity), that is, an increase in the continental nature of the climatic conditions (see Fig. 4.1).



**Fig. 4.1.** Location of the 772 field plots measured by the 3SNFI and considered in the study (full dots). Four morpho-structural units are identified in Palencia province (mountains, detrital moors, countryside and limestone moors); the north to south climatic gradient description is portrayed (a, b, c and d).

Due to the confluence of two biogeographic regions and two geo-morphological units, the Palencia province comprises a high variety of landscapes and environmental conditions (Tejero de la Cuesta 1988; Sainz Ollero & Sanchez de Dios 2011), resulting in a great vegetation diversity, particularly of forest systems (Ruiz de la Torre 2002). It should be also noted that some tree species i.e. *Fagus sylvatica* L. *Pinus sylvestris* L., *Pinus uncinata* Mill. ex Mirb. (Marañón *et al.* 2004), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Betula* L. (Sainz Ollero and Sánchez de Dios 2011) have its southernmost distribution limit in the north of Palencia, and that *Quercus pyrenaica* Willd., a typical Mediterranean species present in the area, is almost endemic of Iberian Peninsula (Ruiz de la Torre 2002). All these circumstances make the climatic and environmental gradient throughout the Palencia province particularly interesting for investigating novel techniques for description and characterization of spatial forest-vegetation compositional changes along broad heterogeneous environmental gradients.

### Data source

The entire forest area of Palencia is periodically inventoried with 903 SNFI permanent plots. Data of the woody species measured in 772 permanent field plots as part of the third Spanish National Forest Inventory (3SNFI; 1997-2007) were considered for our analysis. Plots measured by the 3SNFI in riparian forests (106) were excluded from analysis (see Olthoff *et al.* 2015a) as their floristic composition is mainly related to the water regime and do not meet the objectives of our study. An additional 25 plots with incomplete measurements of environmental variables were also excluded (see Olthoff *et al.* 2015a). The SNFI measure circular plots of variable radius (5, 10, 15, and 25 m) systematically distributed and located on the intersection nodes of a 1×1 km UTM grid; only plots located inside forest areas are measured (Ministerio de Medio Ambiente 1997–2007). Trees with diameter at breast height (DBH) of 75, 125, 225 and 425 mm are measured, respectively, in each one of the concentric circumferences. Shrubs are inventoried within a fixed plot radius of 10 m (Torrás *et al.* 2012). Tree and shrub species are differentiated on the basis of a predefined list available in SNFI publications (Ministerio de Medio Ambiente 1997–2007), which was elaborated based on the growth form and on the minimum height reached by each species at maturity (this height needs to be at least 5 m for the species to be considered a tree). The cover (%) of a total of 124 woody species (31 % trees and 69 % shrubs) from 25 families was registered for the selected set of plots (see capítulo 2).

A preliminary indirect ordination technique (Detrended Correspondence Analysis; DCA) was applied on the cover (%) matrix of all woody species identified in each of the 772 selected plots, to extract the primary ordination axes (for details see Olthoff *et al.* 2015a). The ordination axes obtained may be considered as standardized, abstract complex environmental gradients or coenoclines (Lawesson & Oksanen 2002). Moreover, plots ordination scores along DCA axes were tested for a significant correlation with the environmental explanatory variables by means of Spearman's rank correlation coefficient (see Olthoff *et al.* 2015a for details on selected environmental variables). As a result, it was possible to conclude that forest vegetation compositional changes along the Palencia province were mainly determined by the north-south topographic-climatic differences (DCA1, primary coenocline), although a secondary coenocline also showed a turnover of species in relation to the slope gradient (DCA2, steepness).

Deciduous mountain forests, dominated by *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., are being replaced by *Q. pyrenaica* Willd. forests and those, as turn, by *Q. faginea* Lam. and *Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. forests as aridity increases towards the south. Coniferous woodlands in the mountains and detrital moors (middle part of the province) include mainly *Pinus sylvestris* L. and *P. nigra* J.F.Arnold, whereas in the limestone moors of the south plantations of *P. halepensis* Mill., *P. pinea* L. and *Cupressus sempervirens* L. dominate. There is also a tree species turnover in relation to slope gradient, producing a separation between natural *Juniperus* spp., *Q. petraea*, *Q. pyrenaica* and *F. sylvatica* forests, located on steeply sloping sites, and pine plantations (*P. nigra*, *P. pinaster* Aiton) that dominate in flat areas (see Olthoff *et al.* 2015a). Associated with these changes in tree species composition, from north to south of the Palencia province, there is also an understory shrub species compositional change (see capítulo 3).

Additionally, variance partitioning allowed us to determine the various unique and combined fractions of variation explained in the forest community data by the environmental data (topographic, edaphic and climatic variables), the broad-scale spatial pattern (trend surface analysis) and the finer-scale spatial patterns. Spatially structured environmental and fine-scale spatial variables explained more tree compositional distribution than broad-scale spatial variables, suggesting that niche partitioning is the main process influencing forest species abundances along the target Atlantic-Mediterranean gradient (see Olthoff *et al.* 2015a,b).

### *Geostatistical analysis*

Once the intrinsic gradients in species composition (coenoclines) through the Palencia province were identified by means of unconstrained ordination methods, the spatial variation of the first ordination axis (DCA1) was analyzed by modelling the variogram of the 772 field plots site scores as well as the values of the most significant environmental variables (temperature, precipitation, altitude and steepness). The aim was to identify and describe the patterns of forest-vegetation systems along the primary coenocline (Legendre 1993; Wagner 2003). An empirical semivariogram with spherical model was applied in all cases. The empirical semivariogram was fitted to spherical model because it reaches a true *sill* (maximum variance between pairs of points) at a distance equivalent to its range, and it was best fitted to the actual data, providing higher reliability. The range of spatial correlation for the variogram computation was the range of the target gradient (see Nanos *et al.* 2005), i.e. 140 km (the size of the Palencia province from north to south). We considered adequate a number of 20 *lags* to calculate the average nearest neighbour, i.e. the *lag* size necessary to build the semivariogram, which in our case was 1.5 km. The absence of anisotropy was previously explored by the computation of four semivariograms with spherical model in the directions N-S (0°), NE-SO (45°), E-O (90°) and NO-SE (135°) with angular tolerance of 22.5° (Gallardo & Maestre 2008); since ranges and nuggets were similar in the four directional semivariograms our data can be considered isotropic.

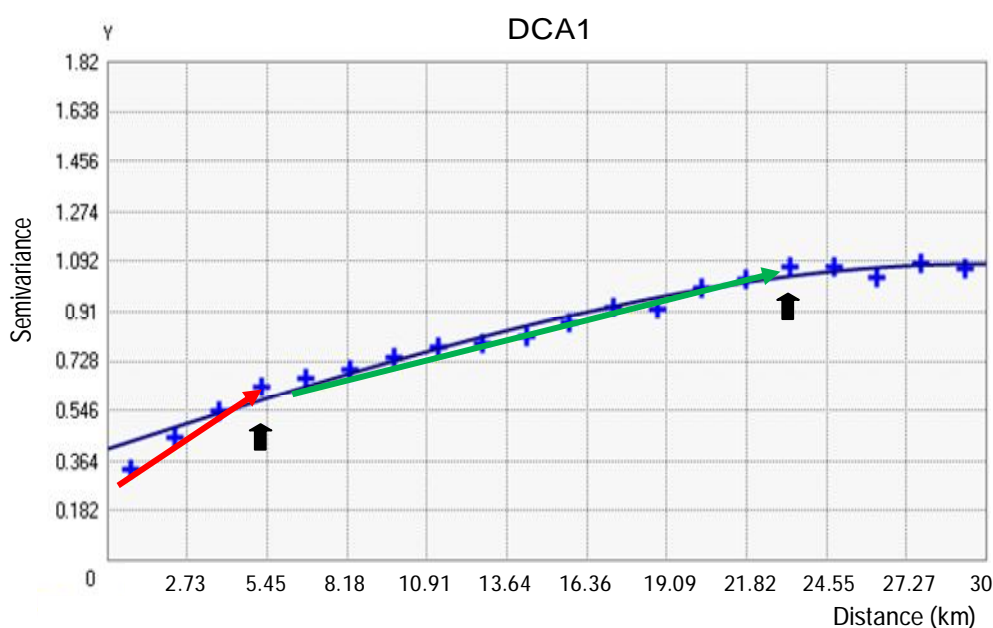
Ordinary kriging spatial interpolation method for subsequent mapping and analyzing of spatial patterns was then applied (Gallardo & Maestre 2008). Ordinary kriging is a frequently used interpolation technique that assures the estimation is unbiased and has minimum variance (Cressie 1993). Ordinary kriging allows accounting for local variation of the mean, by limiting its domain stationarity to the local neighbourhood centred on the point being estimated. Also, ordinary kriging estimates provide a good representation of the data fluctuations (Li & Heap 2008) and vary proportionally to the local data average (Goovaerts 1997). Furthermore, ordinary kriging is an optimum estimator that minimizes the estimation error and provides a probabilistic assessment of the estimation error (Chica-Olmo 2005; Yasrebi *et al.* 2009).

Finally, a cross-validation procedure, a jackknife method to check the model assumptions used in the kriging, was applied to test the effect of all decisions taken during the estimation of the variable in the space, i.e. to examine the variogram models (Gallardo

& Maestre 2008). Geostatistical analyses were conducted in ArcGIS10 (ESRI, Redlands, CA, USA).

## Results and Discussion

The empirical semivariogram (Fig. 4.2) revealed a strong spatial structure for forest species composition along the complex environmental gradient studied, i.e. the climatic-topographic gradient (primary coenocline). In general, there is a steady gradual increase of semivariance with lag distance that suggests a gradual turnover of forest species assemblages from north to south of the Palencia province according to the climatic-topographic variations (DCA1). This result is consistent with the idea that boundaries between ecosystems are diffuse since vegetation responds in a non-linear manner to environmental factors (Danz *et al.* 2013). Nevertheless, the semivariogram also showed two main changes in the slope of the semivariance: the first at around 5 km of lag distance and the second at ca. 23 km (Fig. 4.2), which could mean the existence of two scales of spatial variation (see Nanos *et al.* 2002). The first slope change can be attributed to the highest similarity between plots belonging to the same type of forest with respect to others, particularly into the mountains of the north, whereas the second slope change (at 23 km) can represent variability at regional scale, particularly through differences in forest floristic composition between the mountains of the north and the middle and southern parts of the gradient.



**Fig. 4.2.** Empirical semivariogram of the DCA axis 1 scores (primary coenocline). Regionalization fitted by spherical model (solid line) with 99.23% of reliability according with its mean standard error prediction (MSE=0.77).

The semivariogram also exhibits an apparent discontinuity at the origin (Fig. 4.2), the *nugget* or the semivariance at zero lag distance is not zero (see Table 4.1). Although in practice the semivariance is rarely zero at zero lag (Cressie 1993), the magnitude of this discontinuity in our variogram (so-called ‘nugget effect’) suggests the existence of spatial processes operating at lag distances shorter than the smallest lag observed in the dataset (see Kienel & Kumke 2002; Zhao *et al.* 2009; Park & Lee 2014). In particular, the nugget effect found in our variogram suggests that the spatial distribution of many tree and shrub species varies at a shorter distance than the 1km field sampling interval of the SNFI plots or that species have a too low occurrence frequency (see capítulo 3). Nevertheless, the local-scale variation, nugget variance, calculated as the ratio of the *nugget* to *sill*, is about 22% for site scores along DCA1, typical of data obtained from spatially distributed field measurements (see Kienel & Kumke 2002), and in agreement with the variation explained by finer-scale spatial variables over the same dataset (25% see Olthoff *et al.* 2015a). The niche partitioning processes that dominate this gradient are therefore well captured by the variogram.

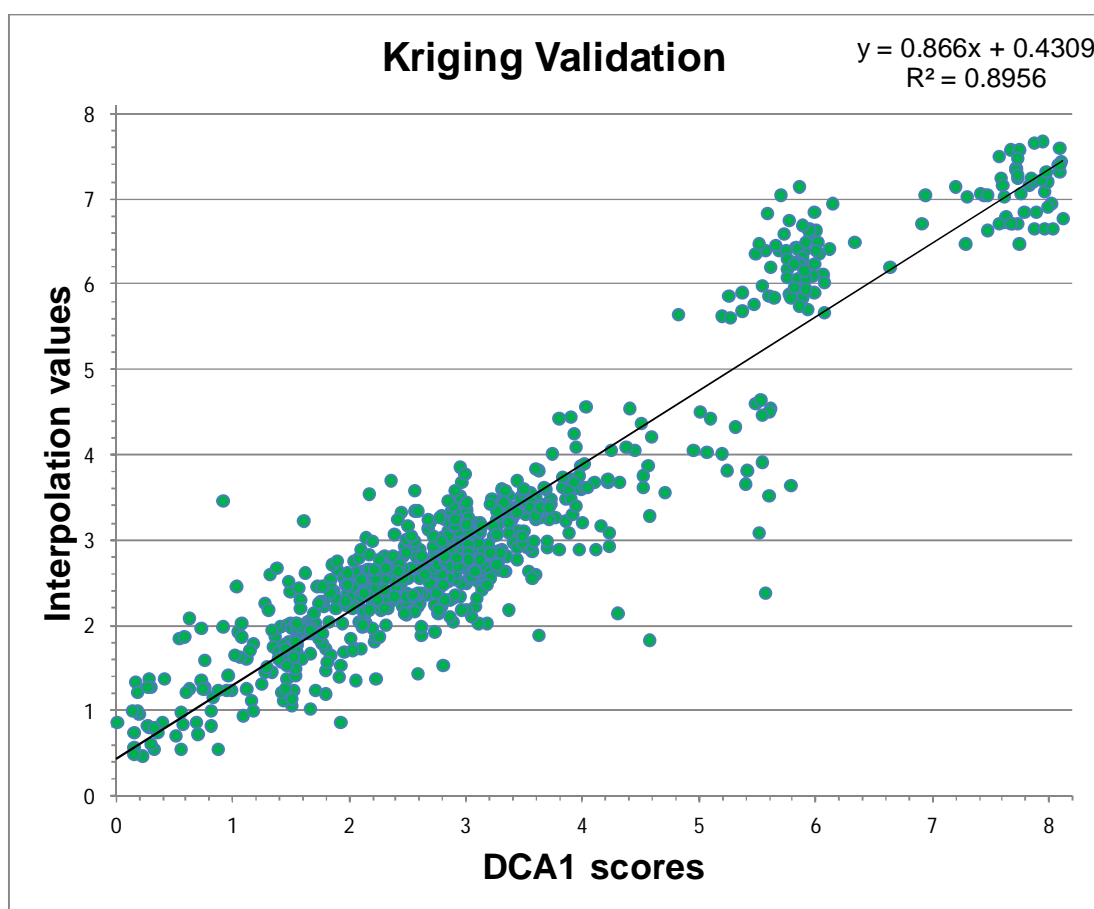
**Table 4.1.** Variogram model parameters, root mean square (RMS), root mean square standardized (RMSS) and mean standard error (MSE) for DCA axis 1 (main coenocline).

<b>DCA axis 1</b>	
Model	Spherical
Range (km)	140
Sill	2.21
Nugget	0.48
RMS	0.77
RMSS	0.98
MSE	0.77

The accuracy of the spatial model for site scores along DCA1 was examined using a cross-validation procedure (Fig. 4.3). Cross-validation yielded a correlation coefficient of 0.94 ( $p < 0.0001$ ) indicating that the quality of the interpolation map by ordinary kriging was significant. The interpolation map by kriging for forest vegetation assemblages along DCA1 coenocline reached a Root Mean Square (RMS) of 0.77 (Table 4.1), and showed a spatial distribution pattern of forest vegetation assemblages (trees and shrubs) from north to south of the Palencia province as shown in Fig. 4.4, and in accordance with the spatial variation of the most significant environmental variables along DCA1 coenocline (Fig. 4.5). A number of apparently different areas can be distinguished analyzing the distribution of the DCA1 krigged values. From 0 to 1.49 estimated values occurring in the northern



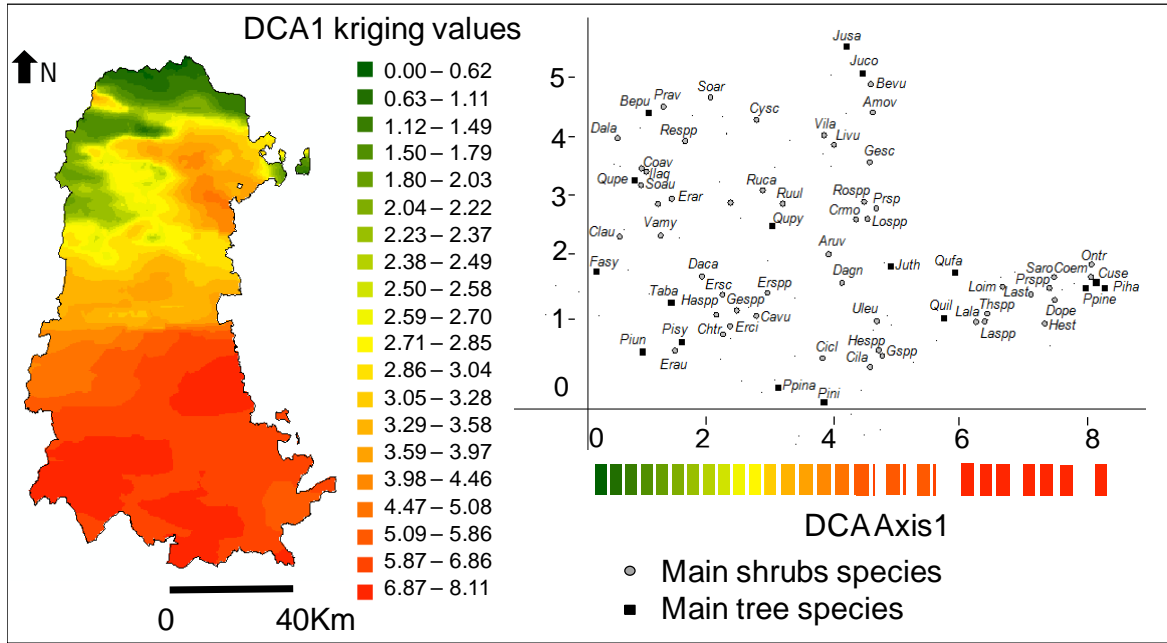
mountains with altitude between 1000-2000 m and slope between 16-38 degrees (Fig. 4.5c y 4.5d) and where annual rainfall is of 1000-1600 mm and annual average temperature of 4-8 °C (Fig. 4.5a and 4.5b), the Atlantic deciduous broadleaf forests of *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* dominate, with an understory composed by *Daphne laureola* L., *Erica arborea*, *Vaccinium myrtillus* L. and *Corylus avellana* L.. This undersoty is also highly mixed with *Sorbus aucuparia* L., *Prunus avium* L. and *Ilex aquifolium* L. under the *Betula pubescens* Ehrh. forests located in the moist valleys of the mountains (DCA1 top left-end, Fig. 4.4). Atlantic deciduous broadleaf forests also coexist with natural relicts of *Taxus baccata* L. and *Pinus sylvestris* in these northern mountains.



**Fig. 4.3.** Correlation between the scores of 772 field plots along DCA1 coenocline (measured values) and the post- interpolation values (predicted values) using cross-validation.

Between 1.49 and 2.37 interpolated values, both naturally grown and plantations of *Pinus sylvestris* and a few *Pinus uncinata* plantations appear with an understory dominated by Atlantic shrubs such as *Corylus avellana*, *Daboecia cantabrica* (Huds.) K.Koch, *Chamaespartium tridentatum* (L.) P.E.Gibbs, and *Erica* L. and *Halimium* (Dunal) Spach species. These species constitute the substitution shrubby understory of more humid woodlands, occupy areas with annual rainfall around 700-1000 mm and annual

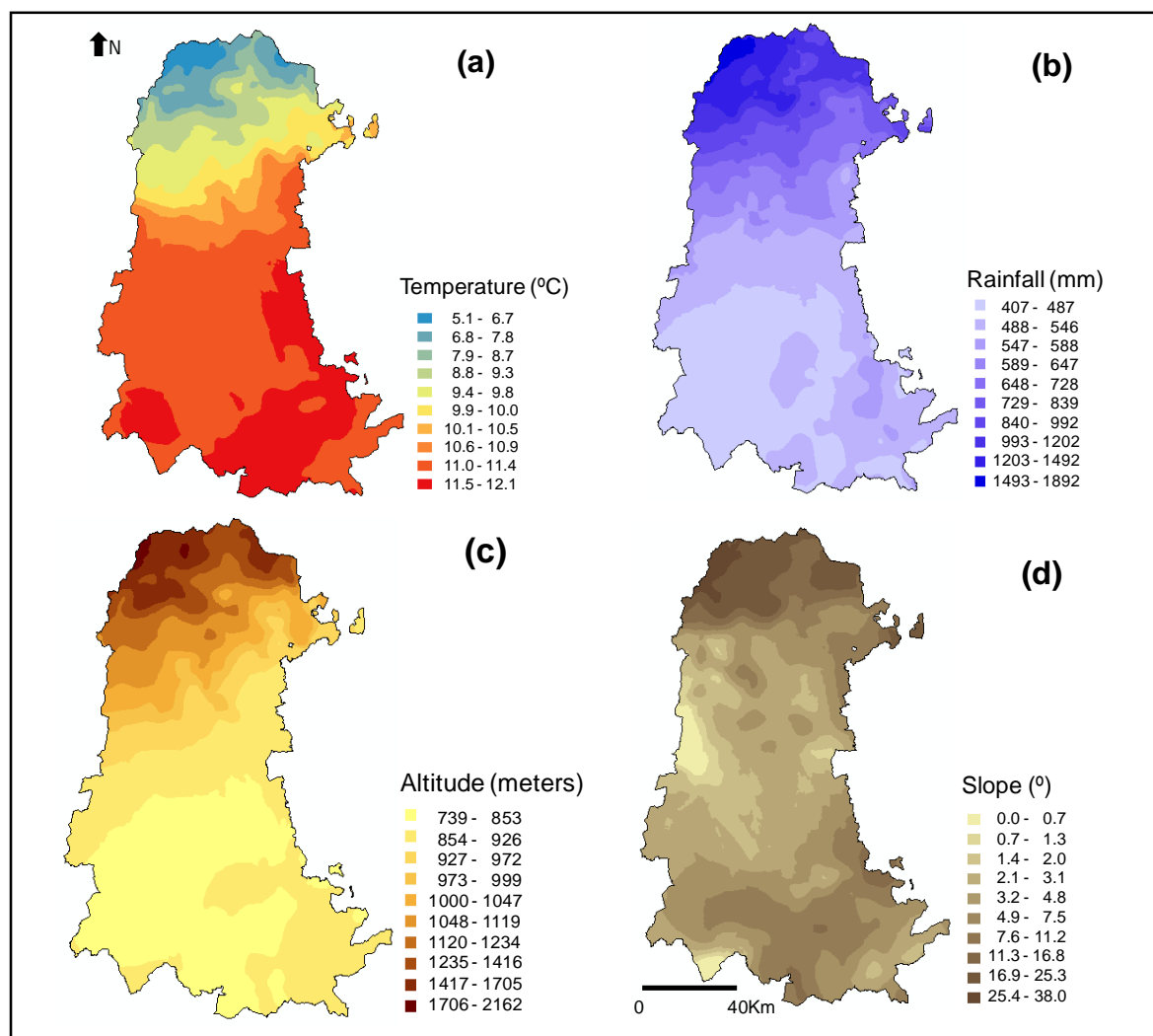
average temperature of 8-9 °C in the foothills, and with 550-700 mm (annual rainfall) and 9-10 °C (annual average temperature) in the detrital moors (DCA1 bottom left-end, Fig. 4.4) where the altitude decreases about 800 meters (Figure 5c.) with smooth slopes (1-7 degrees; Fig. 4.5d).



**Fig. 4.4.** Interpolation map by ordinary kriging for forest vegetation (trees and shrubs) assemblages along DCA1 coenocline (i.e. the climatic-topographic gradient from north to south of the Palencia province), and main tree and shrub species along the first two axes of a DCA. Species codes: Amov= *Amelanchier ovalis* Medik., Aruv= *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., Bepu= *Betula pubescens* Ehrh., Cavu= *Calluna vulgaris* (L.) Hull, Chtr= *Chamaespartium tridentatum* (L.) P.E.Gibbs, Cicl= *Cistus clusii* Dunal, Cila= *Cistus ladanifer* L., Clau= *Cistus laurifolius* L., Coem= *Coronilla emerus* L., Coav= *Corylus avellana* L., Crmo= *Crataegus monogyna* Jacq., Cuse= *Cupressus sempervirens* L., Cysc= *Cytisus scoparius* (L.) Link, Daca= *Daboecia cantabrica* (Huds.) K.Koch, Dagn= *Daphne gnidium* (L.) Dala= *Daphne laureola* L., Dope= *Dorycnium pentaphyllum* Scop., Erar= *Erica arborea* L., Erau= *Erica australis* L., Erci= *Erica cinerea* L., Ersc= *Erica scoparia* L., Erspp= *Erica* spp., Fasy= *Fagus sylvatica* L., Gesc= *Genista scorpius* (L.) DC., Gespp= *Genista species* L., Gspp= *Genistella* spp., Haspp= *Halimium* spp. (Dunal) Spach, Hest= *Helichrysum stoechas* (L.) Moench, Ilaq= *Ilex aquifolium* L., Juco= *Juniperus communis* L., Jusa= *Juniperus sabina* L., Juth= *Juniperus thurifera* L., Lala= *Lavandula latifolia* Medik., Laspp= *Lavandula species* L., Last= *Lavandula stoechas* L., Livu= *Ligustrum vulgare* L., Loim= *Lonicera implexa* Aiton, Lospp= *Lonicera* spp. L., Ontr= *Ononis tridentata* L., Piha= *Pinus halepensis* Mill., Pini= *Pinus nigra* J.F.Arnold, Ppina= *Pinus pinaster* Aiton, Ppine= *Pinus pinea* L., Pisy= *Pinus sylvestris* L., Piun= *Pinus uncinata* Mill. ex Mirb., Prspp= *Prunus spinosa* L., Prspp= *Prunus* spp. L., Qufa= *Quercus faginea* Lam., Quil= *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., Qupe= *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., Qupy= *Quercus pyrenaica* Willd., Respp= *Retama* spp. Raf., Rospp= *Rosa* spp. L., Ruca= *Rubus caesius* L., Ruul= *Rubus ulmifolius* Schott., Saro= *Santolina rosmarinifolia* L., Soar= *Sorbus aria* (L.) Crantz, Soau= *Sorbus aucuparia* L., Taba= *Taxus baccata* L., Thspp= *Thymus* spp. L., Uleu= *Ulex europaeus* L., Vamy= *Vaccinium myrtillus* L., Vila= *Viburnum lantana* L.

From 2.37 to 3.04 interpolated values, *Pinus sylvestris* and *Pinus uncinata* woodlands coexist with *Quercus pyrenaica* forests which are dominant in the area defined between 3.04 and 5.86 DCA1 interpolated values. *Quercus pyrenaica* forests are representative of the Mediterranean-Iberian-Atlantic floristic domain (López Leiva *et al.*

2009), together with transitional vegetation between the Atlantic and Mediterranean biogeographical regions, such as scrub forest fringes and wet understory. Annual rainfall is around 500-600 mm and annual average temperature of 11-12°C (Fig. 4.5a and 4.5b). The main shrubs are *Viburnum lantana* L., *Ligustrum vulgare* L., *Prunus spinosa* L., *Lonicera* L. species, *Crataegus monogyna* Jacq. and *Genista scorpius* Lam., among others (DCA1 middle part, Fig. 4.4).



**Fig. 4.5.** Interpolation maps by ordinary kriging for more significant environmental variables (temperature, rainfall, altitude and steepness) along DCA1 coenocline (i.e. the climatic-topographic gradient from north to south of the Palencia province). Data of annual rainfall and mean temperature were obtained from the Agroclimatic Atlas of ‘Castilla y León’ (ITACyL-AEMET 2013), and data of altitude and steepness were obtained from the Digital Terrain Model (DTM 200m) of the National Geographic Institute of Spain (<http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/catalogo.do>), using in both cases the 3D analysis tool in ArcGis (version 10, ESRI, Redlands, CA, USA).

Also in the middle part of DCA1 *Juniperus* spp., as representative of oro-mediterranean vegetation, are located on high plateaus and Mediterranean mountains with continental climate, with understory of *Amelanchier ovalis* and *Ligustrum vulgare* on

locations with large rocky outcrops and *Genista scorpius* in the foothills of the slopes, whereas *Pinus nigra* and *Pinus pinaster* Aiton woodlands dominate in flat areas, and the more xerophytic *Helianthemum* species constitute the understory of *P. nigra* woodlands.

In limestone moors (southern area) the interpolated values range between from 5.86 and 8.11): here, typical Mediterranean conditions (less than 400 mm of annual rainfall and 15 °C of annual average temperature; Fig. 4.5a and 4.5b), with a more intense summer drought determines the presence of the *Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Benth., sclerophyllous species typical of the Mediterranean region. This species coexists with *Q. faginea*, more adapted than *Q. ilex* subsp. *ballota* to loamy-calcareous soils, and that in colder sites with shallow soils is replaced by *Juniperus thurifera* forests with limited presence and relict. Conifer woodlands consist of *P. halepensis* Mill., *P. pinea* L. and *Cupressus sempervirens* L. plantations, with an understory dominated by heliophyllus and summer drought shrub species such as *Prunus* spp., *Santolina rosmarinifolia* and *Ononis tridentata* (DCA1 right-end); being *O. tridentata* typical of gypsum soils. Understory shrub species typical of calcareous soils under *Q. ilex* subsp. *ballota* forests are *Genista scoparius*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Lavandula latifolia* Medik. and *Thymus* L. spp., whereas under *Q. faginea* forests dominated *Rosa* L. spp., *Prunus spinosa* and also *G. scoparius*.

### **Management implications**

Transitional areas between different biogeographic regions are especially relevant in terms of plant diversity and sensitivity to climate change (Cadenasso *et al.* 2003; Danz *et al.* 2013). Therefore, thorough information on current vegetation patterns into these areas is especially important to track the effects of global change and human impact on ecosystems (Park & Lee 2014), and to preserve plant biodiversity in the future (Hernández-Stefanoni *et al.* 2012; Helm *et al.* 2014; Amici *et al.* 2015).

The increasing amount of information on climate, soil properties and human influence enables building better models to reveal the underlying factors that shape vegetation patterns (Saura *et al.* 2011; Helm *et al.* 2014), and geostatistics represent a suitable method for understanding spatial variability and interpolation of vegetation distribution maps (Park & Lee 2014). Taking into account that many of the experimental forest variables (e.g. basal area, trunk volume, leaf area index) are spatially structured, it is obvious the empirical value of geostatistics in resource planning and other problems encountered in forest management (Kraus & Krumm 2013) that could be addressed in

future research from forest inventory data (Chica-Olmo 2005). Moreover, geostatistics can also profit from GIS capabilities in data acquisition and manipulation (Rivera *et al.* 2011), and thematic maps derived with data from different sources, including aerial photographs and satellite imagery (Maestre *et al.* 2005), can be integrated and used for the spatial analysis of vegetation over large geographical areas.

Therefore, thematic maps provide explicit spatially arranged information, summarizing ecological and environmental data of the studied territory. These maps are very useful and practical for planning environmental research, resource management and conservation. Here, the forest vegetation and environmental variables distribution maps along an Atlantic-Mediterranean gradient might inform practitioners in forest management decision-making process.

### Acknowledgements

We thank Dr. David Green (Geosciences School, University of Aberdeen, UK) for facilitating the use of GIS Laboratory and for his ideas in the first steps of this work.

### References

- Amici V., Rocchini D., Filibeck G., Bacaro G., Santi E., Geri F., Landi S., Scoppola A., Chiarucci A. 2015. Landscape structure effects on forest plant diversity at local scale: Exploring the role of spatial extent. *Ecological Complexity* 21:44-52.
- Borcard D., Legendre P., Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045-1055.
- Cadenasso M.L., Pickett S.T.A., Weathers K.C., Bell S.S., Benning T.L., Carreiro M.M., Dawson, T.E. 2003. An Interdisciplinary and Synthetic Approach to Ecological Boundaries. Integrative Biology Faculty and Staff Publications. Paper 2. [http://scholarcommons.usf.edu/bin\\_facpub/2](http://scholarcommons.usf.edu/bin_facpub/2)
- Chica-Olmo M. 2005. La geoestadística como herramienta de análisis espacial de datos del inventario forestal. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 19:47-55.
- Cressie N. 1993. *Statistics for spatial data*. Wiley, N.Y.
- Dale M. 2000. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, UK.
- Danz N., Frelich L., Reich P., Niemi G. 2013. Do vegetation boundaries display smooth or abrupt spatial transitions along environmental gradients? Evidence from the prairie-forest biome boundary of historic Minnesota, USA. *Journal of Vegetation Science* 24:1129-1140.
- De la Cruz M., Maestre F.T. (eds.) 2013. *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados*. Asociación Española de Ecología Terrestre, Móstoles.
- Dray S., Pélissier R., Couteron P., Fortin M.-J., Legendre P., Peres-Neto P.R., Bellier E., Bivand R., Blanchet F.G., De Cáceres M., Dufour A.-B., Heegaard E., Jombart T., Munoz F., Oksanen J., Thioulouse J., Wagner H.H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82(3):257-275.
- Gallardo A., Maestre F. 2008. Métodos geoestadísticos para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos. In: Maestre F., Escudero A., Bonet A. (eds.), *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones*. Universidad Rey Juan Carlos & Dykinson S.L., Madrid, pp. 215-272.

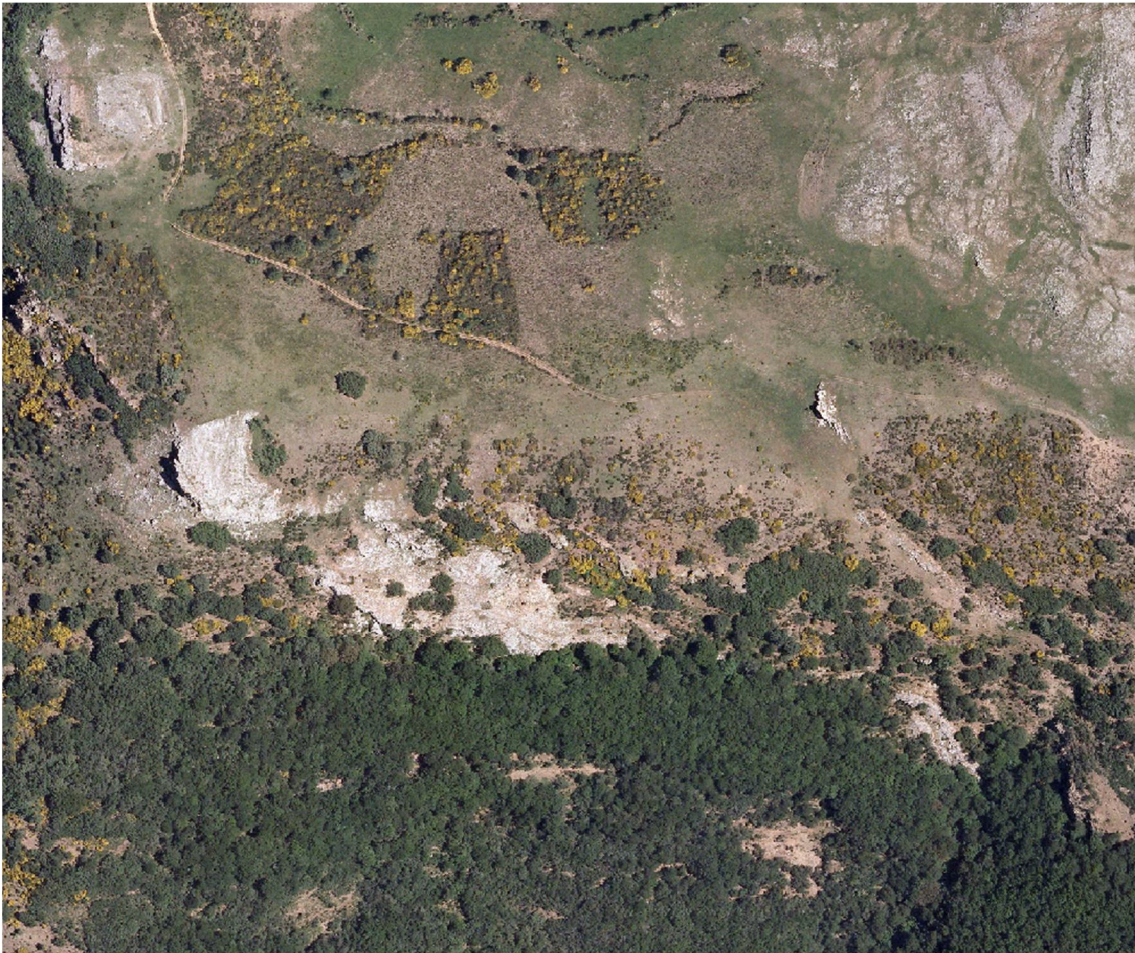
- Goovaerts P. 1999. Geostatistics in soil science: state of the art and perspectives. *Geoderma* 89:1-45.
- Goovaerts P. 1997. *Geostatistics for Natural Resources Evaluation*. Oxford University Press, NY.
- Helm A., Kalamees R., Zobel M. 2014. Vegetation patterns and their underlying processes: where are we now? *Journal of Vegetation Science* 25:113-116.
- Hernández-Stefanoni J.L., Gallardo-Cruz J.A., Meave J., Rocchini D., Bello-Pineda J., López-Martínez J.O. 2012. Modeling  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity in a tropical forest from remotely sensed and spatial data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 19:359-368.
- Kienel U., Kumke T. 2002. Combining ordination techniques and geostatistics to determine the patterns of diatom distributions at Lake Lama, Central Siberia. *Journal of Paleolimnology* 28:181-194.
- Koenig W.D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution* 14:22-26.
- Kershaw, K.A. 1964. *Quantitative and dynamic ecology*. Edward Arnold, London, UK.
- Kraus D., Krumm F. (eds). 2013. *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. European Forest Institute, Germany.
- Lawesson J., Oksanen J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science* 13:279-290.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673.
- Legendre P., Fortin M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Li J., Heap A. 2008. A Review of Spatial Interpolation Methods for Environmental Scientists. *Geoscience Australia, Record* 2008/23.
- López Leiva C., Espinosa Rincón J., Bengoa Mtz. de Mandojana J. 2009. Mapa de Vegetación de Castilla y León. Síntesis 1:400.000. Junta de Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente.
- Maestre F., Rodríguez F., Bautista S., Cortina J., Bellot J. 2005. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. *Plant Ecology* 179:133-147.
- McIntire E.J.B., Fajardo A. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90:46-56.
- Manly B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Second edition. Chapman & Hall, London, UK.
- Marañón T., Camarero J., Castro J., Díaz M., Espelta J., Hampe A., Jordano P., Valladares F., Verdú M., Zamora R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. In: Valladares F. (ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 69-99.
- Ministerio de Medio Ambiente (1997-2007) *Tercer Inventario Forestal Nacional*. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid.
- Nanos N., Pardo F., Alonso Nager J., Pardos J.A., Gil L. 2005. Using multivariate factorial kriging for multiscale ordination: a case study. *Canadian Journal of Forest Research* 35:2860-2874.
- Nanos N., Gil L., Montero G. 2002. Análisis espacial de los datos del inventario forestal nacional utilizando técnicas geoestadísticas. In: Bravo F., del Río M., del Peso C. (eds.), *El inventario forestal nacional, elemento clave para la gestión forestal sostenible*. Fundación General Universidad de Valladolid, pp. 149-158.
- Olthoff A., Martínez-Ruiz C., Alday J.G. 2015a. Distribution patterns of forest species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from forest inventory data. *Forestry* doi:10.1093/forestry/cpv031.
- Olthoff A., Martínez-Ruiz C., Alday J. 2015b. Niche characterization of shrubs species along an Atlantic-Mediterranean gradient. *European Journal of Forest Research* (in revision).

- Öpik M., de Bello F., Price J.N., Fraser L.H. 2014. New insights into vegetation patterns and processes. *New Phytologist* 201:383-387.
- Park J., Lee E. 2014. Geostatistical analyses and spatial distribution patterns of tundra vegetation in Council, Alaska. *Journal of Ecology and Environmental* 37(2):53-60.
- Peres-Neto, P. R., and P. Legendre. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19:174-184.
- Perry J.N., Liebhold A.M., Rosenberg M.S., Dungan J.L., Miriti M., Jakomulska A., Citron-Pousy S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25:578–600.
- Rivera S., Shultz L., Hernández A., Ramsey R.D. 2011. GIS ordination approach to model distribution of shrubs species in Northern Utah. *Natural Resources and Environmental Issues* 17, art. 25.<http://digitalcommons.usu.edu/nrei/vol17/iss1/25>
- Ruiz de la Torre J. 2002. Vegetación forestal española. In: Pineda F., de Miguel J., Casado M., Montalvo J. (coord.), *La diversidad biológica de España*. Prentice Hall, Madrid, pp. 65-79.
- Sainz Ollero H., Sánchez de Dios R. 2011. Diversidad de paisajes españoles. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 9:109-155.
- Saura S., Vogt P., Velázquez J., Hernando A., Tejera R. 2011. Key structural forest connectors can be identified by combining landscape spatial pattern and network analyses. *Forest Ecology and Management* 262:150-160.
- Tejero de la Cuesta J. (coord.). 1988. *Análisis del medio físico de Palencia: delimitación de unidades y estructura territorial*. Junta de Castilla y León, Consejería de Fomento.
- Torras O., Gil A., Saura S. 2012. Changes in biodiversity indicators in managed and unmanaged forests in NE Spain. *Journal of Forest Research* 17(1):19-29.
- Wackernagel H. 1995. *Multivariate Geostatistics – An Introduction with Applications*. Springer Verlag, Berlin.
- Wagner H. 2003. Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology* 84(4):1045-1057.
- Yasrebi J., Saffari M., Fathi H., Karimian N., Moazallahi M., Gazni R. 2009. Evaluation and comparison of Ordinary Kriging and Inverse Distance Weighting for prediction of spatial variability of some soil chemical parameters. *Research Journal of Biological Science* 4(1):93-102.
- Zhao X, Wang Q, Kakubari Y. 2009. Stand-scale spatial patterns of soil microbial biomass in natural cold-temperate beech forests along an elevation gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1466-1474.





## Síntesis General



Árboles y arbustos en la montaña palentina, vista aérea (Ortofoto PNOA©)



## Síntesis General

En la presente Tesis Doctoral se analiza la importancia relativa de los procesos ambientales y espaciales en la distribución de las comunidades forestales de la provincia de Palencia. Para ello se consideran únicamente las especies arbóreas y arbustivas inventariadas en 772 parcelas de campo del Tercer Inventario Forestal Nacional, distribuidas a lo largo del gradiente ambiental atlántico-mediterráneo de 140 km de longitud norte-sur. Su finalidad es la identificación de los principales factores que determinan los cambios en la composición de las comunidades vegetales a lo largo de gradientes ambientales complejos (coenoclinas), y que influyen en los patrones de distribución de las principales especies forestales (15 arbóreas y 46 arbustivas) y en sus características de nicho. Los resultados obtenidos permitirán discutir potenciales metas de gestión y conservación e identificar amenazas derivadas de cambios en los usos de suelo y previsible cambio climático. Los principales resultados presentados en los capítulos del 2 al 4 se sintetizan a continuación:

### **Importancia relativa de los procesos ambientales y espaciales a lo largo del gradiente**

El análisis del cambio en la composición florística de los bosques a lo largo del gradiente ambiental atlántico-mediterráneo, típico del norte de España, muestra que las variables ambientales espacialmente estructuradas y las variables espaciales a pequeña escala explican en mayor medida la distribución de las comunidades forestales, en comparación con las variables espaciales a gran escala (Capítulo 2), por lo que la partición del nicho es el principal proceso que influye en los cambios de abundancia de las especies forestales a lo largo del gradiente estudiado (Punchi-Manage *et al.* 2014). Estos resultados están de acuerdo con la teoría que predice la dominancia de los procesos de nicho sobre los patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes (Jones *et al.* 2006), y especialmente a escalas amplias (Laliberté *et al.* 2009). Sin embargo, los resultados mostraron que a escalas espaciales pequeñas una gran variación en la composición de especies se explica por factores ambientales espacialmente estructurados (10%), lo cual indica que también los procesos de nicho son importantes para explicar las estructuras espaciales en los patrones de distribución de las especies forestales a una escala espacial menor. No obstante, no se debe excluir la posibilidad de que la ausencia de patrones a gran escala pueda ser debida al hecho de no haber medido variables ambientales espacialmente estructuradas, como las variables químicas del suelo (Punchi-Manage *et al.* 2014). A su vez, es interesante destacar a

escala espacial fina, un componente puramente espacial de grano fino (5%) que puede atribuirse a variables ambientales no observadas y espacialmente estructuradas, o bien a aspectos propios de la dinámica de las comunidades estudiadas como la dispersión de las semillas (Legendre *et al.* 2005). El hecho de que el gradiente ambiental norte-sur de la provincia de Palencia esté espacialmente estructurado indica una dependencia espacial en la distribución y composición de las especies forestales (Legendre 1993), y ofrece la posibilidad de construir mapas de interpolación mediante técnicas geoestadísticas (Capítulo 4).

Entre las variables ambientales, la topografía (altitud, pendiente) fue el factor ambiental más influyente en los patrones de distribución de las especies forestales, seguido del clima (temperatura, precipitación) y de las variables edáficas (Capítulo 2). La menor influencia de las variables edáficas posiblemente sea debida a que el inventario forestal nacional no recoge estimaciones cuantitativas (sino mediciones categóricas) del recurso suelo (p.e. pH, materia orgánica) y tampoco realiza mediciones de variables edáficas que puedan ser relevantes para explicar la composición de especies (Borcard *et al.* 2004), tales como la disponibilidad de nutrientes (específicamente disponibilidad de nitrógeno), madera muerta, hojarasca y profundidad del horizonte AO rico en materia orgánica (Corney *et al.* 2004). Por tanto, sería interesante que en futuros inventarios forestales nacionales se ampliara el abanico de variables edáficas estimadas de forma cuantitativa.

### **Patrones de distribución de las especies forestales a lo largo de las coenoclinas**

Los patrones de distribución de las especies, tanto arbóreas (Capítulo 2) como arbustivas (Capítulo 3), a lo largo de la provincia de Palencia están determinados principalmente por las diferencias topográficas-climáticas norte-sur (DCA1, coenoclina principal), aunque una segunda coenoclina muestra un recambio de especies en relación con la inclinación del terreno (DCA2 relacionado con la pendiente) que condiciona la ubicación de determinadas comunidades forestales dentro de cada unidad morfoestructural. La primera coenoclina (DCA1) refleja el bien conocido gradiente norte-sur en las condiciones ambientales de la provincia de Palencia (Tejero de la Cuesta 1988), y en general del gradiente atlántico-mediterráneo del norte de España (Ruiz de la Torre 2002). De modo que los bosques más atlánticos, sombríos, fríos y húmedos sobre suelos moderadamente ricos y ácidos de las montañas del norte, van siendo sustituidos por los bosques mediterráneos sub-húmedos y semiáridos, más abiertos, secos y oligotróficos en las partes media y sur del gradiente, respectivamente (Capítulo 4). En

concreto, los bosques caducifolios de las montañas del norte, dominados por *Fagus sylvatica* L. y *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., van siendo reemplazados por los de *Q. pyrenaica* Willd., y estos a su vez por los de *Q. faginea* Lam. y *Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., a medida que la aridez aumenta hacia el sur de la provincia. Los bosques de coníferas de las montañas y los páramos detríticos (zona media de la provincial) son principalmente de *Pinus sylvestris* L. y *P. nigra* J.F.Arnold, mientras que en los páramos calcáreos del sur dominan las plantaciones de *P. halepensis* Mill., *P. pinea* L. y *Cupressus sempervirens* L. Existe también un recambio de las especies arbóreas en relación con el gradiente de pendiente, ocupando por un lado los bosques nativos de *Juniperus* spp., *Q. petraea*, *Q. pyrenaica* y *F. sylvatica* las laderas de pendientes más pronunciadas, mientras que las plantaciones de coníferas (*P. nigra*, *P. pinaster* Aiton) dominan en las zonas más llanas (Capítulo 2).

Puesto que las especies arbustivas responden también a los mismos gradientes ambientales que las especies arbóreas (Capítulo 3), es posible relacionar las especies arbóreas dominantes con su vegetación arbustiva subyacente a lo largo de las dos coenoclinas identificadas (topográfica-climática y de pendiente), diferenciándose claramente los cinco grupos de especies arbustivas descritos por San Miguel *et al.* (2004) de acuerdo con su posición serial: (1) matorrales de alta montaña y (2) matorrales atlánticos que suponen la etapa de sustitución de las formaciones boscosas más humedad; (3) matorrales de las orlas de borde de bosques y sotos húmedos que constituyen la primera etapa de sucesión hacia bosques más húmedos; (4) matorrales calcícolas de degradación de los bosques de *Q. ilex* y *Q. faginea*; y (5) matorrales de páramos margosos y yesíferos.

Como era de esperar, dada la longitud y complejidad del gradiente ambiental considerado, las curvas de respuesta unimodal fueron las más frecuentes entre las especies modelizadas (86%), lo que sugiere un considerable recambio en la composición florística de los bosques a lo largo del gradiente norte-sur. De hecho Økland (1990) justifica la mayor frecuencia relativa de las curvas unimodales (modelos HOF IV y V) frente a las respuestas monótonas (modelos HOF II y III) a medida que aumenta la tasa de recambio de especies a lo largo de los gradientes, del mismo modo que disminuye la frecuencia de las respuestas indeterminadas (modelo HOF I). Al igual que en nuestro estudio, Lawesson & Oksanen (2002) también encuentran, para los bosques daneses, que ninguna especie de árbol o arbusto muestra curva de respuesta indeterminadas y muy pocas curvas de respuesta monótonas, lo que sugiere que las curvas de respuesta

unimodal son las más frecuentes entre las especies de plantas a lo largo de gradientes ambientales largos y con alta tasa de renovación de especies (Rydgren *et al.* 2003) y, por tanto, la forma de las curvas de respuesta viene determinada por las características de las especies y de los gradientes (p.e. longitud). Por el contrario, el tipo de respuesta monótona es más frecuente entre las especies cuyos óptimos se ubican cerca de los extremos de los gradientes (Økland 1990; Rydgren *et al.* 2003), como sucede en nuestro estudio para *Fagus sylvatica* y *P. halepensis* respecto a la primera coenoclina (DCA1), y con *P. nigra* y *J. sabina* respecto a la segunda (DCA2).

Al contrario de lo encontrado por otros autores para gradientes ambientales largos (Rydgren *et al.* 2003), en nuestro caso predominan las curvas de respuesta asimétrica frente a la simétrica, entre las especies con respuesta unimodal y sobre todo para los árboles (ver Capítulos 2 y 3). Sin embargo, pocas de ellas muestran una asimetría muy marcada (*P. sylvestris*, *P. pinea* o *Ilex aquifolium* a lo largo del DCA1 y *J. communis*, *Corylus avellana*, *Ligustrum vulgare* o *Daphne gnidium* a lo largo del DCA2) y tienen, además, su óptimo cerca de los extremos del gradiente, como también encuentra Rydgren *et al.* 2003). Además, es frecuente encontrar, incluso para gradientes largos, especies cuya curva de respuesta se ve truncada, posiblemente porque su óptimo cae fuera de la porción del gradiente estudiado (ter Braak & Looman 1986); este puede ser el caso de *C. sempervirens*, *Helichrysum stoechas* y *Dorycnium pentaphyllum* a lo largo del DCA1.

### **Óptimo y amplitud de nicho de las especies arbóreas y arbustivas a lo largo de las principales coenoclinas**

La baja probabilidad de ocurrencia de las especies arbustivas (Capítulo 3), en comparación con la de árboles (Capítulo 2) a lo largo de ambas coenoclinas puede deberse al muestro no tan exhaustivo realizado sobre arbustos durante el tercer inventario forestal. La identificación de los arbustos está limitada a una lista taxonómica predefinida donde las especies individuales se diferencian solo si tienen una frecuencia considerable (>2%) y si pueden ser exitosamente identificadas por las cuadrillas de campo, mientras que el resto se agrupan a nivel de género o familia. Las especies arbustivas con mayor probabilidad de frecuencia en ambas coenoclinas tienen sus óptimos hacia los extremos del gradiente, al contrario de lo encontrado para las especies arbóreas en las mismas coenoclinas. Sin embargo, en la parte media de los gradientes predominan especies con nichos relativamente amplios. Parece que las especies que ocupan ambientes con fuerte contraste (p.e. *Q. ilex* y *Rosa* spp. en las montañas y

páramos calizos, *C. scoparius* en las montañas y páramos detríticos, y *Calluna vulgaris* como indicador de empobrecimiento de los suelos en claros de bosques y bosques cerrados en zonas con cierta pendiente) o ambientes de transición entre diferentes unidades morfoestructurales (p.e. *Q. pyrenaica* entre las montañas y los páramos detríticos, y *Q. faginea* entre los páramos detríticos y calizos) y, en consecuencia, sometidas a mayor diversidad de condiciones ambientales tiene nichos más amplios (Lawesson & Oksanen 2002).

Los nichos más estrechos de algunas especies (Capítulos 2 y 3) como *J. sabina* e *Ilex aquifolium* a lo largo del DCA1, *Ononis tridentata* a lo largo del DCA2 y *B. pubescens* y *Corylus avellana* a lo largo de ambas coenoclinas se pueden explicar por su alta especialización de hábitat, bien por cuestiones edáficas, topográficas (exposición, pendiente). Los nichos estrechos de algunas especies de árboles (*P. pinea*, *P. halepensis* y *C. sempervirens* a lo largo del DCA2) se explican por ser plantaciones ubicadas en zonas de los páramos calizos con muy baja pendiente (Capítulo 2).

Como se esperaba, de acuerdo con Thuiller *et al.* (2004), los nichos de ciertas especies relacionadas ecológicamente se solapan considerablemente (p.e. *Q. ilex* y *Q. faginea* o *Lavandula latifolia* y *L. stoechas* en DCA1; *P. nigra* y *P. pinaster* o *Erica cinerea* y *Erica* spp. en DCA2). Sin embargo también existe un escaso solapamiento entre muchas especies de árboles y arbustos a lo largo de ambas coenoclinas, lo que indica alta tasa de renovación de especies a lo largo del gradiente atlántico-mediterráneo y de pendiente estudiados. Las relaciones más o menos equilibradas entre numerosas especies, indicando coexistencia (Lawesson & Oksanen 2002), son numerosas (por ejemplo *Q. ilex* y *Q. faginea* o *Thymus* spp. y *Lavandula stoechas* en los páramos calcáreos; *Q. pyrenaica* y *P. nigra* o *Erica* spp. y *Calluna vulgaris* en los páramos detríticos; y *Vaccinium myrtillus* y *Erica arborea* en las montañas). Este resultado parece apoyar la idea de que las especies arbóreas con nichos localizados hacia el centro del gradiente (DCA1) son capaces de moverse hacia el norte en respuesta a escenarios de cambio climático (Lindner *et al.* 2010). En contraste, las especies localizadas en la montaña (borde del gradiente) al tener nichos más estrechos demuestran que son especies más especializadas que solo pueden moverse en altitud (Lindner *et al.* 2010), es el caso de *P. sylvestris*, *F. sylvatica*, *Ilex aquifolium*, *Corylus avellana*, *Daboecia cantabrica*, *Erica australis*, *Erica arborea* y *Vaccinium myrtillus*. Esta situación puede llegar a comprometer la supervivencia a largo plazo de estas masas forestales por el

aumento de temperaturas producido por el cambio climático, ya que el único desplazamiento posible que tienen es en altura, siendo su recorrido muy limitado.

Con respecto a los principales grupos taxonómicos de arbustos (Capítulo 3), la familia de las Cistáceas consideradas indicadores de mediterraneidad (García Antón *et al.* 2002) tienen nichos amplios, con óptimos en la parte media-norte del gradiente, marcando la división entre las condiciones atlánticas y las mediterráneas. Fabáceas y Rosáceas distribuidas a través de casi todas las coenoclinas (DCA1 y DCA2) muestran ser las familias con especies más generalistas (Rivas-Martínez *et al.* 2002), con un incremento de cobertura hacia los sitios más escarpados (tanto en las zonas más atlánticas como hacia las más mediterráneas).

### **El enfoque de la geoestadística: estructura espacial y variabilidad**

El análisis conjunto de coenoclinas, obtenidas mediante métodos de ordenación, y técnicas geoestadísticas como el “ordinary kriging” para describir y mapear la variación espacial de las masas forestales, se conforma a partir de los resultados obtenidos como un método adecuado para representar la variabilidad espacial sobre mapas. A su vez, el uso de diferentes mapas describiendo vegetación y variaciones en variables ambientales (p.e. temperatura, precipitación, pendiente) se han demostrado como una herramienta efectiva para la gestión y planificación del territorio (Capítulo 4).

El mapeo de la variación espacial de las masas forestales en función de la principal coenoclina (DCA1) mostró un aumento gradual en la semivarianza con la distancia lag en el semivariograma empírico (Capítulo 4), esto sugiere un recambio gradual norte-sur (gradiente atlántico-mediterráneo) de la composición de las especies forestales, acorde con las variaciones topográfico-climáticas recogidas por el DCA1 (Capítulos 2 y 3). Este resultado es consistente con la idea de que las fronteras entre los ecosistemas son difusas y que la vegetación responde de una manera no lineal a los factores ambientales (Danz *et al.* 2013). Sobre la base de los resultados obtenidos, la combinación de ambos métodos (ordenación y kriging) es efectiva en el desarrollo de mapas que describen patrones de vegetación a partir de datos obtenidos en inventarios forestales nacionales.

### **Referencias**

Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C., Tuomisto H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826-1832.

Corney P.M., Le Duc M.G., Smart S.M., Kirby K.J., Bunce R.G.H., Marrs R.H. 2004. The effect of



- landscape-scale environmental drivers on the vegetation composition of British woodlands. *Biological Conservation* 120:491-505.
- Danz N., Frelich L., Reich P., Niemi G. 2013. Do vegetation boundaries display smooth or abrupt spatial transitions along environmental gradients? Evidence from the prairie-forest biome boundary of historic Minnesota, USA. *Journal of Vegetation Science* 24:1129-1140.
- García Antón M., Maldonado J.C.M., Sainz Ollero H. 2002. Fitogeografía histórica de la Península Iberica. En: Pineda F., de Miguel J., Casado M., Montalvo J. (coord.), *La diversidad biológica de España*. Prentice Hall, Madrid, pp. 45-63.
- Jones M.M., Tuomisto H., Clark D.B., Olivas P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:81-195.
- Laliberté E., Paquette A., Legendre P., Bouchard A. 2009. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159:377-388.
- Lawesson J.E., Oksanen J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science* 13:279-290.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673.
- Legendre P., Borcard D., Peres-Neto P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., García-Gonzalo J., Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709.
- Økland R.H. 1990. *Vegetation ecology: theory methods and applications with reference to Fennoscandia*. *Sommerfeltia Supplement* 1:1-233.
- Punchi-Manage R., Wiegand T., Wiegand K., Getzin S., Gunatilleke C. S., Gunatilleke I.N. 2014. Effect of spatial processes and topography on structuring species assemblages in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Ecology* 95:376-386.
- Rivas-Martínez S., Díaz T.E., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousa M., Penas A. 2002. Vascular Plant Communities of Spain and Portugal. *Itinera Geobotanica* 15:1-922.
- Ruiz de la Torre J. 2002. Vegetación forestal española, Capítulo 5. En: Pineda F., de Miguel J., Casado M., Montalvo J. (coord.), *La diversidad biológica de España*. Prentice Hall, Madrid, pp. 65-79.
- Rydgren K., Økland R.H., Økland T. 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *Journal of Vegetation Science* 14:869-880.
- San Miguel A., Roig S., Cañellas I. 2004. Fruticeticultura. Gestión de arbustados y matorrales. En: Montero G, Serrada R (eds), *Compendio de Selvicultura Aplicada en España*. DGCONA, Madrid, pp. 1-51.
- Tejero de la Cuesta J. (coord.) 1988. *Análisis del medio físico de Palencia: delimitación de unidades y estructura territorial*. Junta de Castilla y León, Consejería de Fomento.
- ter Braak C.J.F, Looman C.W.N. 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio* 65:3-11.
- Thuiller W., Lavorel S., Midgley G., Lavergne S., Rebelo T. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85:1688-1699.



## Capítulo 6

### Conclusiones Generales



Coníferas en la montaña palentina. Foto: A. Olthoff



## Conclusiones Generales

1. La metodología utilizada en esta Tesis de análisis espacial (PCNM y geoestadística) coenoclinas (ordenación) y modelos HOF, tomando como base de datos el inventario forestal nacional para la provincia de Palencia, permite una evaluación objetiva de la forma de las curvas de respuesta de las especies a lo largo de gradientes ecológicos complejos, así como de los factores espaciales y ambientales (variables climáticas, topográficas y edáficas) implicados en sus patrones de distribución. No obstante, debería llevarse a cabo un enfoque más global considerando los patrones de distribución de grupos funcionales a lo largo de las coenoclinas como se ha intentado hacer para los arbustos al clasificarlos en grupos taxonómicos.

2. Asimismo, la metodología empleada puede ser usada para planificar futuras prácticas de gestión, puesto que el análisis de datos de los inventarios forestales nacionales recogidos en diferentes fechas puede ayudar a los técnicos a identificar fácilmente diferentes patrones de distribución de las especies y cambios en su amplitud de nicho, y a relacionarlos con cambios ambientales o de gestión. No obstante, se deberían resolver las limitaciones de la identificación taxonómica de los arbustos en el tercer inventario nacional forestal, para poder identificar indicadores más predecibles para el estrato arbustivo, así como ampliar el rango de variables ambientales, sobre todo edáficas, estimadas cuantitativamente.

3. Las especies forestales, tanto arbóreas como arbustivas, con nichos más amplios son aquellas que ocupan ambientes con fuerte contraste ambiental, o bien ambientes de transición entre diferentes unidades morfoestructurales a lo largo del gradiente analizado; mientras que las especies que ocupan hábitats más localizados (muy específicos) muestran nichos más estrechos. Las implicaciones para la gestión de este patrón son obvias, puesto que las especies con nichos estrechos, sobre todo a lo largo de la coenoclina climático-topográfica (DCA1), serían las más sensibles a una potencial pérdida del espacio de su nicho ante un contexto de cambio en los usos del suelo y de cambio climático.

4. Los arbustos del sotobosque responden a los mismos gradientes ambientales que los árboles, es decir, al gradiente norte-sur topográfico-climático (primera coenoclima) y al gradiente de pendiente (segunda coenoclima), por lo que es posible relacionar las especies arbóreas dominantes con su vegetación arbustiva subyacente a lo largo de las dos coenoclinas identificadas (topográfica-climática, de pendiente), diferenciándose claramente los cinco grupos de especies arbustivas descritos por San Miguel *et al.* (2004)<sup>1</sup> de acuerdo con su posición serial.

5. Este estudio proporciona evidencia de la generalidad de las curvas de respuesta unimodal entre las especies forestales (86%), esperable dado que el gradiente estudiado comprende alta tasa de recambio de especies. Algunas especies muestran curvas de respuesta truncada, posiblemente porque su óptimo cae fuera de la porción del gradiente estudiado (p.e. *C. sempervirens*, *Helichrysum stoechas* y *Dorycnium pentaphyllum* a lo largo del DCA1).

6. El hecho de que el gradiente ambiental norte-sur de la provincia de Palencia esté espacialmente estructurado indica una dependencia espacial en la distribución y composición de las especies forestales, y ofrece la posibilidad de construir mapas de interpolación mediante técnicas geoestadísticas, que pueden ayudar a inferir los procesos que configuran las comunidades ecológicas.

7. Teniendo en cuenta que muchas de las variables forestales (p.e. área basal, volumen del tronco, índice de área foliar, etc.) son variables espacialmente estructuradas, es obvio el valor empírico de la geoestadística en la planificación de recursos forestales y de otros problemas típicos de la gestión forestal, que podrían ser abordados en futuros estudios usando datos de los inventarios forestales. Además, la geoestadística puede beneficiarse de las posibilidades que ofrecen los SIG en la adquisición y manipulación de datos, de modo que mapas temáticos de diferentes orígenes, incluyendo los generados a partir de fotografías aéreas o de imágenes de satélite, pueden ser integrados y usados para el análisis espacial de la vegetación a lo largo de áreas geográficas más amplias.

---

<sup>1</sup> San Miguel A., Roig S., Cañellas I. 2004. Fruticicultura. Gestión de arbustados y matorrales. En: Montero G, Serrada R (eds.), Compendio de Selvicultura Aplicada en España. DGCONA, Madrid, pp. 1-51.

