



5º CONGRESO FORESTAL
ESPAÑOL

5º Congreso Forestal Español

Montes y sociedad: Saber qué hacer.

REF.: 5CFE01-003

Editores: S.E.C.F. - Junta de Castilla y León
Ávila, 21 a 25 de septiembre de 2009
ISBN: 978-84-936854-6-1
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Indicadores de biodiversidad estimados en el Tercer Inventario Forestal Nacional para los hábitats forestales: ¿en qué medida son predecibles y mediante qué variables?

MARTÍN QUELLER, E.¹, TORRAS SEGURA, O.¹, ALBERDI ASENSIO, I.², SOLANA GUTIÉRREZ, J.² y SAURA MARTÍNEZ DE TODA, S.^{1,2,3}

¹ Departamento de Ingeniería Agroforestal. E.T.S. Ingeniería Agraria. Universidad de Lleida. Avda. Alcalde Rovira Roure, 191, 25198 Lleida.

² Departamento de Economía y Gestión Forestal. E.T.S.I. Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n, 28040, Madrid.

³ Centro Tecnológico Forestal de Cataluña. Crta. Sant Llorenç de Morunys, km 2, 25280. Solsona (Lleida).

Resumen

El inventario forestal nacional se ha adaptado a las nuevas demandas incorporando un amplio conjunto de indicadores de biodiversidad para los bosques españoles. Dicha información es recogida fundamentalmente a nivel de parcela, y posteriormente analizada y presentada para una serie de hábitats forestales. Sin embargo, se desconoce cuáles de estos indicadores muestran una distribución más predecible, recogiendo información más o menos redundante con la de otros indicadores que pueden ser medidos de una manera más eficiente y económica, y qué variables pueden contribuir a explicar su distribución.

Aquí se estudiaron cinco indicadores de biodiversidad (riqueza -arbórea y arbustiva- y diversidad -arbórea-, madera muerta en pie, complejidad estructural) a partir de unas 31.000 parcelas del IFN3, distribuidas en 16 provincias y 213 hábitats forestales, así como un amplio conjunto de variables ambientales (climáticas, topográficas), de paisaje (fragmentación, irregularidad de formas) y de influencia humana en esos mismos hábitats. Se analizaron las relaciones entre los indicadores de biodiversidad y dichas variables mediante árboles de regresión, basándonos en la estructura jerárquica de dichas relaciones.

Destacaron los buenos ajustes para los indicadores relacionados con la composición taxonómica mientras que la complejidad estructural y la madera muerta presentaron la distribución menos predecible. En general, las variables ambientales explicaron los patrones globales de la riqueza y diversidad de especies en la zona de estudio, mientras que variables como la fragmentación o la irregularidad de formas de las teselas de bosque matizaron dichos patrones generales.

Los resultados muestran la necesidad de concentrar más esfuerzos de muestreo en variables como la madera muerta o la complejidad estructural de las masas, así como el interés de incorporar indicadores de biodiversidad a escala de paisaje con un bajo coste por unidad de superficie.

Palabras clave:

Configuración del paisaje, distribución de la biodiversidad, indicadores de biodiversidad forestal, inventario forestal, madera muerta.

1. Introducción

Aunque durante mucho tiempo la producción maderera ha sido considerada la principal función de los bosques, actualmente se ha producido un giro hacia una visión más multifuncional de los mismos en la que la conservación de la biodiversidad forestal y otras funciones del bosque dependientes de ésta son consideradas fundamentales por parte de la sociedad.

Dada la dificultad de medir y cuantificar rigurosa y completamente los diferentes componentes de la biodiversidad de una determinada unidad de bosque, incluso si ésta es relativamente pequeña, es necesario el desarrollo y uso de indicadores apropiados. Los indicadores pueden clasificarse de acuerdo al componente de la biodiversidad que valoran, según las categorías definidas por NOSS (1990): indicadores de composición, relativos a la identidad y variedad de los elementos; indicadores funcionales, relativos a los procesos ecológicos y evolutivos; e indicadores estructurales, relativos a la organización física de los patrones de los elementos. La selección de un buen indicador de biodiversidad debe basarse en criterios como su habilidad para mostrar tendencias, su capacidad para diferenciar entre cambios producidos por causas humanas y causas naturales, su distribución a lo largo de amplias áreas geográficas, o el coste de su medición y cálculo (ver SPANOS et al., 2009).

El Inventario Forestal Nacional (IFN) se ha adaptado a las nuevas demandas de la sociedad incorporando en su tercer ciclo (IFN3) (MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE, 1997-2007) una información amplia y sistemática sobre la biodiversidad de los bosques españoles mediante diversos indicadores, principalmente de composición y estructurales. Dicha información es recogida fundamentalmente a nivel de parcela, y posteriormente analizada y presentada en cada provincia para una serie de hábitats forestales definidos para el estudio de la biodiversidad. La metodología del IFN está siendo constantemente revisada y mejorada como consecuencia del continuo desarrollo del conocimiento en este campo (ALBERDI et al., 2005); sin embargo, todavía se sabe poco acerca de aspectos claves sobre los indicadores de biodiversidad forestal utilizados. Por ejemplo, aquellos indicadores más relacionados con las condiciones ambientales podrían ser menos adecuados para reflejar una respuesta de la biodiversidad a la gestión forestal, dado que los cambios (positivos o negativos) producidos por ésta podrían quedar eclipsados por la variabilidad de las condiciones ambientales existentes en las diferentes zonas muestreadas, dificultando su comparación a lo largo de ámbitos geográficos amplios. Otro aspecto interesante a estudiar es la capacidad de predecir algunos de estos indicadores a través de variables ambientales y de configuración a escala de paisaje, ya que los indicadores menos predecibles deberían ser prioritarios en los muestreos de campo de los inventarios para la caracterización de la biodiversidad, y concentrar los esfuerzos de optimización y mejora. En general, entender cómo responde cada indicador a los patrones ambientales y de paisaje en la Península Ibérica constituye una aportación relevante para mejorar nuestra capacidad de interpretar los estados y tendencias de la biodiversidad forestal que ellos definen.

Son numerosos los estudios que analizan los factores que influyen sobre los patrones de la riqueza de especies vegetales a grandes escalas. Se ha demostrado que las principales variables que explican su distribución son las climáticas (p.ej. RICHERSON & LUM, 1980; CURRIE & PAQUIN, 1987; DZWONKO & KORNAS, 1994; BIRKS, 1996; MORENO-SAIZ & LOBO, 2008), esencialmente debido a la interacción de la energía y el agua sobre el desarrollo de las plantas (O'BRIEN, 1993). Asimismo, muchos autores encontraron una relación significativa de dicha riqueza con la altitud (p.ej. REY-BENAYAS, 1995;

HEIKKINEN & NEUVONEN, 1997; LOBO et al., 2001; BRUUN et al., 2003; FIELD et al., 2005); y se ha demostrado en muchos casos que la variabilidad altitudinal, como medida de heterogeneidad, influye en su distribución (WOHLGEMUTH, 1998; O'BRIEN et al., 2000; REY-BENAYAS & SCHEINER, 2002; PAUSAS et al., 2003; VETAAS & FERRER-CASTÁN, 2008). El impacto de la estructura del paisaje ha sido comparativamente menos explorado que los factores ambientales, especialmente en la región Mediterránea. Los patrones de distribución de indicadores relacionados con otros componentes de la biodiversidad como el estructural o el funcional son, no obstante, mucho menos conocidos.

Por otra parte, la mayoría de los estudios citados anteriormente se basan en modelos calculados mediante técnicas de regresión múltiple, muchas veces para extensas áreas de estudio. KALLIMANIS et al., (2007) sugirieron que un enfoque basado en una estructura jerárquica de las variables explicativas representaría mejor la idea de que algunos factores como el clima actúan a grandes escalas modelando las tendencias generales de la biodiversidad, mientras que otros factores, como la estructura del hábitat o su heterogeneidad (potencialmente influidas por la gestión), influyen sobre la misma a escalas más locales y, por tanto, bajo las condiciones generales definidas por otras variables a gran escala. Las técnicas de regresión múltiple asumen que los efectos de los factores son aditivos y no modelan de manera eficaz la interacción entre variables que actúan a distintas escalas, asumiendo que las relaciones con la biodiversidad son constantes en todo el área de estudio. El análisis basado en árboles de regresión aplicado en este estudio pretende abordar el análisis de la biodiversidad basándose en un enfoque jerárquico de los factores que la explican.

2. Objetivos

El objetivo principal de este estudio es proporcionar resultados que puedan contribuir a la optimización y mejora de la caracterización de la diversidad forestal en el IFN y otros inventarios forestales, así como profundizar en el conocimiento de los factores más influyentes a la hora de determinar la distribución de la biodiversidad forestal en nuestro país. Para ello se analiza, con un enfoque a escala de paisaje, el comportamiento de cinco indicadores de biodiversidad estimados en el IFN3 a nivel de hábitat para poder determinar: (1) en qué medida son predecibles de manera indirecta a partir de un número considerable de variables medidas a escala de paisaje y (2) su grado de sensibilidad a las características ambientales del hábitat. Para ello, se analiza un amplio conjunto de datos correspondiente a más de 200 hábitats forestales y más de 30.000 parcelas del IFN3 cubriendo una buena parte de la variación latitudinal y altitudinal de los bosques españoles.

3. Metodología

3.1 Hábitats forestales incluidos en el área de estudio

El interés de la caracterización de patrones que sean representativos de un amplio conjunto de los bosques de España requiere la inclusión en el estudio del mayor rango latitudinal y altitudinal posible, con la limitación práctica de que los procesos del ámbito de la biodiversidad del IFN3 en cada una de las provincias hubieran sido completados en el inicio de este estudio. Así, el área de estudio se extiende a las Comunidades Autónomas de Galicia, Asturias, Cantabria, Navarra, Cataluña, La Rioja, Madrid, Extremadura y Murcia.

Los datos relativos a la diversidad forestal obtenidos en las 30.929 parcelas del IFN3 pertenecientes al área de estudio se agruparon en distintos tipos de hábitats forestales

atendiendo a la composición de especies arbóreas y a la provincia a la que pertenecían (por ejemplo, los bosques de *Pinus pinaster* en Badajoz y Pontevedra se consideraron hábitats distintos), resultando un total de 238 hábitats forestales diferentes, identificados a partir de la información del Mapa Forestal de España (MFE) a escala 1:50.000, desarrollado en el marco del IFN3.

Los bosques de ribera se excluyeron del análisis ya que los procesos ecológicos que determinan su configuración paisajística, fundamentalmente hidrogeomorfológicos, no son valorados por el conjunto de variables utilizadas en este estudio. Igualmente, se excluyeron las dehesas, cuyos patrones espaciales y de biodiversidad están determinados por procesos y presentan características diferenciadas respecto al resto de hábitats considerados. De este modo, finalmente se utilizó un total de 213 hábitats forestales para los análisis siguientes.

3.2 Indicadores de biodiversidad forestal y variables explicativas a escala de paisaje

Se consideraron cinco indicadores de biodiversidad forestal del IFN3, tres de ellos relativos a la composición (riqueza arbórea, diversidad arbórea (índice de Shannon), riqueza arbustiva) y dos relativos a la estructura: irregularidad vertical (irregularidad de edades del estrato arbóreo cuantificada por el porcentaje de parcelas con la categoría “irregular” de forma principal de la masa), y madera muerta (cantidad de pies mayores muertos en pie por hectárea). Cabe señalar que el IFN3 no mide estrictamente el número total de especies arbustivas, sino que se basa en una lista predefinida de 134 taxones. Las plantas más frecuentes en España, cuya identificación es por tanto más fácil, se incluyen al nivel de especie, mientras que otras especies arbustivas se agrupan a nivel de género.

Se consideraron las siguientes 23 variables como potenciales predictores a escala de paisaje de los patrones de biodiversidad forestal a nivel de hábitat:

- 12 relativas a la configuración del paisaje, calculadas a partir del MFE: tamaño medio (TM) y máximo de las teselas (TMX), porcentaje total de área interior a 100 y a 300 m del borde de la tesela (PAint100 y PAint300), número de teselas (NT), longitud total de bordes de las teselas (LB), índice de cohesión (IC), distancia mínima media a la tesela de hábitat más próxima (DM), índice de forma medio (IFM), densidad de puntos característicos de forma (DPCF), índice de elongación (IE) y índice del mínimo círculo circunscrito (MCC) (ver TORRAS et al. (2008) para más información sobre algunos de estos índices).

- 8 variables ambientales: altitud media (ALT_md), mínima (ALT_mn), máxima (ALT_mx), su rango (ALT_rg) y desviación estándar (ALT_de), precipitación anual media (PREC), temperatura anual media (TEM) y radiación anual media (RAD). Las variables topográficas proceden del modelo digital de elevación del terreno de España, con una resolución de 25 m (MINISTERIO DE FOMENTO, 1999); las variables climáticas se obtuvieron del Atlas Climático de la Península Ibérica, con una resolución de 200 m (NINYEROLA et al., 2005).

- 3 variables de influencia antrópica: densidad de población (POB), densidad de autovías y autopistas (CAR1) y densidad de carreteras primarias y secundarias (CAR2).

Los valores mínimos, máximos y medianos de todas las variables explicativas se muestran en la Tabla 1, para ayudar a la interpretación de las divisiones definidas en los árboles de regresión.

3.3 Análisis de los datos

Las relaciones entre los indicadores de biodiversidad forestal y las variables ambientales, de configuración del paisaje e influencia antrópica se analizaron mediante árboles de regresión, con el paquete RPART, desarrollado por T.M. Thernau y B. Atkinson, del software R 2.7.1 (ver <http://cran.r-project.org/>). Los árboles de regresión se construyen partiendo sucesivamente los datos en subconjuntos crecientemente homogéneos. Cada punto de corte se basa en el umbral crítico de una única variable explicativa que genera la mayor reducción de la suma de cuadrados de los residuos de la variable dependiente en los subconjuntos resultantes. Para evitar un sobreajuste de los modelos, se podaron los árboles y su tamaño final se determinó siguiendo el criterio del mínimo error estimado mediante validación cruzada (DE'ATH & FABRICIUS, 2000). La longitud relativa de la línea vertical de cada rama (Figura 1) es proporcional a la porción del total de la suma de cuadrados que explica.

Para controlar el efecto debido a las diferencias en los esfuerzos de muestreo en cada hábitat, se llevaron a cabo regresiones lineales simples de cada indicador de biodiversidad frente al número de parcelas por hábitat. Tanto las variables dependientes como el esfuerzo fueron previamente transformados (\sqrt{x} , $\ln x$ y x^2) para alcanzar los supuestos paramétricos. Los residuos obtenidos fueron utilizados como las variables dependientes en los subsiguientes análisis de árboles de regresión. Sin embargo para facilitar la interpretación de los valores que se presentan en dichos árboles, los valores de la variable dependiente se han transformado a los valores originales de los indicadores de biodiversidad. Dado el diseño sistemático del muestreo en el IFN3 se puede asumir, con suficiente aproximación, que de este modo también controlamos el efecto de la cantidad de hábitat, de cara a los resultados obtenidos y su posterior interpretación.

4. Resultados

Los indicadores de biodiversidad relacionados con la riqueza de especies, tanto arbórea como arbustiva, tuvieron los mayores porcentajes de varianza explicada (Figuras 1a y 1b), mientras que los indicadores menos predecibles fueron la madera muerta (Figura 1d) y la irregularidad vertical, cuyo árbol no se ha representado al tener una única división que explicaba sólo un 17,2% de su varianza. En general, las variables climáticas y topográficas tendieron a situarse cerca de la raíz, explicando por tanto los patrones más globales de los indicadores estudiados; mientras que las de configuración paisajística aparecieron más frecuentemente cerca de las hojas, es decir, en los nodos finales. Las variables antrópicas consideradas no resultaron relevantes en la explicación de la distribución de ningún indicador.

Los hábitats forestales con mayor temperatura anual (>15 °C) fueron los menos ricos en especies arbóreas y precipitaciones anuales escasas constituyeron también un limitante (Figura 1a). Bajo condiciones menos extremas, temperaturas anuales moderadamente altas implicaron todavía una disminución de la riqueza arbórea, aunque su efecto negativo fue compensado en aquellos hábitats que se distribuyen por el litoral. De hecho, entre éstos, aquellos con mayor heterogeneidad altitudinal (ALT_de) albergaron la mayor riqueza arbórea, siempre que la radiación solar no fuera un limitante. Destacó además la influencia positiva de la DPCF (indicador de la complejidad de las formas de las teselas) sobre la riqueza arbórea por su cercanía a la raíz del modelo y por el porcentaje de varianza que explica.

La influencia de la precipitación media anual sobre la riqueza arbustiva siguió un patrón no lineal en el área de estudio: los hábitats con precipitaciones intermedias, entre 513 mm y 928 mm, tuvieron los estratos arbustivos más ricos (Figura 1b). En las regiones más húmedas el aumento de la heterogeneidad altitudinal, unido a una radiación solar relativamente alta, permitió un ligero aumento de la riqueza arbustiva de los hábitats dentro de la tendencia general más baja. Por otra parte, con precipitaciones intermedias la disminución de la altitud mínima de los hábitats fue ligada a un aumento en su riqueza arbustiva. La fragmentación, cuantificada por las variables NT y LB, afectó positivamente a este indicador de manera más local. Además, teselas grandes de bosque favorecieron la riqueza arbustiva cuando las precipitaciones no fueron excesivas.

Cuanto más heterogénea desde el punto de vista topográfico es la distribución de un hábitat mayor diversidad de especies arbóreas (índice de Shannon) presentó (Figura 1c). Hábitats forestales con ALT_{de} no inferior a 205 m tuvieron valores muy altos de diversidad arbórea cuando su altitud media no superaba los 654 m. En los hábitats con menor variabilidad altitudinal, la disponibilidad de agua constituyó un limitante importante para la diversidad arbórea. Una menor cantidad de teselas con una superficie interior total no muy baja favoreció la diversidad arbórea, siempre que su distancia mínima media fuera superior a 824 m.

En cuanto a la madera muerta, se encontró una mayor densidad de árboles muertos en pie en los hábitats con precipitaciones intermedias, y entre los hábitats más xéricos tuvieron mayor madera muerta los hábitats cuya distribución se extiende hasta el litoral. En todo caso, la densidad de árboles muertos se duplicó en los hábitats adaptados a los pisos altitudinales más altos.

Por último, los hábitats forestales con valores del índice de forma IFM mayores o iguales a 17,2 tuvieron mayor irregularidad vertical, con un porcentaje medio de parcelas con estructura irregular de 72%, mientras que aquellos con IFM menores tuvieron como media 51% de parcelas con estructura vertical irregular.

5. Discusión

La combinación jerárquica de algunas de las variables ambientales y de configuración del paisaje estudiadas permitió explicar gran parte de la variabilidad en la cantidad de especies leñosas de los hábitats forestales, y algo menos en la diversidad arbórea. Pero las variables utilizadas en este estudio no desvelaron con precisión qué factores influyen en los indicadores de biodiversidad de tipo estructural: la madera muerta y especialmente la irregularidad vertical.

Los modelos apoyaron los resultados encontrados por KALLIMANIS et al. (2007) y sus hipótesis acerca del papel modelador de los patrones globales de la riqueza de especies vegetales por parte del clima y el relieve; y cómo variables como la fragmentación del hábitat o la forma de sus teselas estuvieron relacionadas con pequeños cambios en los valores de dichos indicadores dentro de los patrones globales existentes.

5.1 La composición taxonómica de los hábitats forestales como indicador de biodiversidad

Nuestros resultados revelaron el papel clave de las variables relacionadas con la energía y el agua en la explicación de la riqueza específica, influencia que es ampliamente aceptada para la riqueza de las plantas vasculares en general (O'BRIEN, 1993; O'BRIEN, 1998; FIELD et al., 2005). Sin embargo es interesante comprobar que el patrón de la influencia del clima sobre la riqueza no fue igual para las especies arbóreas que para las arbustivas. En primer lugar el estrés hídrico, ya sea debido a unas temperaturas extremas o a precipitaciones excesivamente bajas, conllevó el desarrollo de un menor número de especies en el estrato arbóreo, probablemente debido a los efectos negativos del déficit hídrico estival, característico de muchas zonas de la región mediterránea, sobre los procesos fisiológicos de los árboles. La influencia negativa de una baja disponibilidad hídrica sobre la riqueza de árboles también ha sido demostrada en otras regiones (KNIGHT et al., 1982; CURRIE & PAQUIN, 1987; LEATHWICK et al., 1998); por otra parte, WHITTAKER et al. (2007) demostraron que en latitudes inferiores a 46°, al contrario que en zonas más templadas, el aumento en la energía determinaba una disminución de la riqueza de plantas. Fuera de estas situaciones extremas, sin embargo, una radiación solar más escasa, como la de algunos hábitats de la Cornisa Cantábrica, constituyó un limitante en determinadas condiciones topográficas y de configuración paisajística en las que la riqueza arbórea potencial fue muy alta. En cuanto al estrato arbustivo, su riqueza no se vio afectada de manera relevante por las temperaturas medias más extremas de algunos hábitats forestales, mientras que la lluvia constituyó un factor decisivo para entender su distribución en el área de estudio. La escasez de precipitaciones anuales también influyó negativamente en la riqueza arbustiva; sin embargo los hábitats con precipitaciones anuales superiores a 928 mm (Figura 1b) tuvieron los estratos arbustivos más pobres. Este fenómeno puede interpretarse como consecuencia de la acumulación de biomasa que se produce en los hábitats forestales más húmedos. La mayor productividad del estrato arbóreo en los hábitats con mayor precipitación anual generaría un incremento de su densidad y fracción de cabida cubierta. La consecuente reducción en la luz que penetra al sotobosque produciría una disminución de los recursos disponibles limitando el número de especies arbustivas capaces de tolerar dichas condiciones.

Cuando además de la cantidad de especies de árboles en un hábitat consideramos la distribución de sus abundancias, es decir, la diversidad (índice de Shannon), su distribución en el área de estudio resultó menos predecible a partir de las variables estudiadas. Asimismo el clima fue un factor secundario en la explicación de los patrones observados, y fue la heterogeneidad altitudinal la principal variable explicativa; la mayor diversidad arbórea estuvo asociada a una mayor heterogeneidad altitudinal de los hábitats forestales. La heterogeneidad altitudinal fue también un factor significativo en la explicación de la riqueza específica en otros estudios desarrollados en la Península Ibérica para distintas escalas y grupos vegetales (LOBO et al., 2001; REY-BENAYAS & SCHEINER, 2002; PAUSAS et al., 2003; MORENO-SAIZ & LOBO, 2008; VETAAS & FERRER-CASTÁN, 2008). Desviaciones típicas muy altas de la altitud de un hábitat indican dos características en su distribución (1) su presencia en las montañas y (2) su extensión a un rango altitudinal muy amplio, incluyendo altitudes que van desde el litoral hasta superar en ocasiones los 2000 m. En ambos casos una explicación del aumento de la diversidad arbórea tiene que ver con el hecho de que cuanto mayor es la complejidad topográfica más errónea es la aceptación de que los valores medios de las variables climáticas estudiadas son uniformes en cada hábitat forestal (O'BRIEN et al., 2000). La presencia de montañas favorecería además una mayor diversidad a través de un aumento de la superficie, una mayor variabilidad de sustratos geológicos, y una mayor disponibilidad de refugio durante la última glaciación (VETAAS & FERRER-CASTÁN, 2008). La segunda característica influiría en la diversidad forestal indirectamente a través de la heterogeneidad en otras variables ambientales, biológicas o



antrópicas, no consideradas en este estudio. De acuerdo con los resultados obtenidos, los hábitats en los que se combinan ambas características tuvieron mayor diversidad arbórea, es decir, aquellos hábitats con una gran variabilidad altitudinal pero con una altitud media menor a 654 m (Figura 1c), y por tanto no exclusivos de montaña. La heterogeneidad topográfica también favoreció la riqueza arbórea y arbustiva pero siempre dentro de las tendencias generales determinadas por las variables climáticas, y cuando la radiación solar no fue un limitante.

En general, la configuración a escala de paisaje de las teselas de bosque de un hábitat influyó de manera local sobre la biodiversidad. En algunos casos valores similares de una métrica influyeron de manera muy distinta en función de su interacción con otras métricas; por ejemplo, cuando la fragmentación *per se* (medida mediante el número de teselas NT) no fue muy alta, el modelo predijo valores tres veces más altos de diversidad arbórea del hábitat en función del grado de dispersión de dichas parcelas (Figura 1c). Efectos negativos sobre la biodiversidad de la fragmentación *per se* han sido observados en otros estudios, aunque también se ha demostrado con similar frecuencia una relación positiva (ver FAHRIG, 2003), como ocurrió con la riqueza arbustiva en determinadas situaciones (Figura 1b). HONNAY et al., (1999) encontraron una mayor riqueza de plantas en muchas teselas de bosque pequeñas que en una única tesela grande con el mismo área total, concluyendo que probablemente la causa fue la mayor diversidad entre teselas de los patrones más dispersos. Nuestros resultados sugieren que los efectos potencialmente negativos del aislamiento de las teselas de bosque sobre la diversidad arbórea son compensados por los beneficios de cubrir una mayor diversidad de ambientes, siempre que los tamaños de las teselas permitan mantener una cantidad de área interna suficiente protegida de los procesos de borde (FORMAN, 1995).

5.2 Indicadores estructurales de biodiversidad forestal

Los indicadores de biodiversidad forestal basados en aspectos estructurales de los hábitats estudiados mostraron una asociación nula o bastante más débil con las características ambientales. En el caso de la madera muerta, su relación con las variables climáticas no es tan directa, como ocurría con los indicadores basados en la composición a través de los procesos fisioloecológicos vegetales, y el moderado porcentaje de varianza explicado conlleva una necesaria cautela al interpretar la asociación encontrada entre la madera muerta y las precipitaciones ya que podrían deberse a su correlación con otras variables no incluidas en este estudio. Por otra parte las variables ambientales no tuvieron un efecto importante sobre los patrones de la irregularidad vertical en el estrato arbóreo de los hábitats estudiados. Únicamente la irregularidad de las formas de las teselas forestales explicaron parte de la variabilidad de este indicador de biodiversidad; estructuras más complejas en el estrato arbóreo estuvieron asociadas a formas más irregulares en los contornos de las teselas. En todo caso, las variables consideradas en el estudio no fueron capaces de explicar suficientemente la distribución de ambos indicadores estructurales, y ello probablemente se deba a su mayor dependencia de las actividades humanas, en comparación con el resto de indicadores de biodiversidad analizados.

6. Conclusiones

La gran amplitud de rangos climáticos y altitudinales que caracteriza a la Península Ibérica generó patrones diferentes en las respuestas de los indicadores de biodiversidad forestal relacionados con la composición taxonómica. Esto implica que la interpretación del valor de dichos indicadores en regiones con condiciones ambientales muy distintas, como son

la Mediterránea y la Atlántica, ha de hacerse con cautela de cara a la planificación de la conservación y el seguimiento de la biodiversidad a nivel nacional. En este contexto, los indicadores basados en la composición pueden ser más eficientes en la valoración de los cambios en la biodiversidad forestal provocados por fenómenos como el cambio climático, mientras que el uso de los indicadores basados en la estructura forestal será más conveniente en la valoración de los efectos antrópicos sobre la biodiversidad forestal, o bien en la comparación de la biodiversidad entre regiones, debido a su mayor independencia respecto a las condiciones climáticas o topográficas.

Nuestros análisis sugieren la posibilidad de modelizar y predecir la riqueza de especies leñosas forestales con bastante precisión a nivel de hábitat basándonos en una jerarquía de sus relaciones con las variables explicativas, en la que las variables principales, en este caso climáticas y topográficas principalmente, condicionan el comportamiento de las otras. El enfoque de los árboles de regresión resultó eficaz para modelizar las complejas relaciones que se establecieron entre las variables estudiadas y los indicadores de biodiversidad forestal del IFN3. El desarrollo de modelos predictivos con este tipo de indicadores composicionales podría apoyar el ahorro de costes en su medición en el campo, permitiendo la concentración del esfuerzo en la mejora y ampliación de la caracterización de otros indicadores menos predecibles a escala de paisaje.

En el recién iniciado cuarto ciclo del IFN el número y la calidad de los indicadores valorados se han incrementado en relación al del IFN3; se incluyen, por ejemplo, indicadores relacionados con el estrato herbáceo y se considera, no sólo la madera muerta en pie, sino también la caída y su estado de descomposición. Por tanto, los datos del nuevo ciclo del IFN permitirán mejorar y ampliar estos análisis considerando un mayor número de indicadores en el futuro.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación y los fondos FEDER a través de los proyectos IBEPFOR (CGL2006-00312/BOS) y MONTES-CONSOLIDER (CSD2008-00040). Los datos del IFN3 y el MFE fueron aportados por la Dirección General para la Biodiversidad, del Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

8. Bibliografía

ALBERDI, I.; SAURA, S.; MARTÍNEZ-MILLÁN, F.J.; 2005. El estudio de la biodiversidad en el tercer inventario forestal nacional. *Actas de la I reunión de inventario y teledetección forestal. Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 19 11-19

BIRKS, H.J.B.; 1996. Statistical approaches to interpreting diversity patterns in the Norwegian mountain flora. *Ecography* 19 332–340

BRUUN, H.H.; MOEN, J.; ANGERBJÖRN, A.; 2003. Environmental correlates of meso-scale plant species richness in the province of Härjedalen, Sweden. *Biodivers. Conserv.* 12 2025–2041

CURRIE, D.J.; PAQUIN, V.; 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329 326–327

- DE'ATH, G.; FABRICIUS, K.E.; 2000. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81(11) 3178-3192
- DZWONKO, Z.; KORNAS, J.; 1994 Patterns of species richness and distribution of pteridophytes in Rwanda (central Africa): a numerical analysis. *J. Biogeogr.* 21 491–501
- FAHRIG, L.; 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34 487-515
- FIELD, R.; O'BRIEN, E.M.; WHITTAKER, R.J.; 2005. Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation. *Ecology* 86 2263–2277
- FORMAN, R.T.T.; 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press. 632 pp. Cambridge
- HEIKKINEN, R.K.; NEUVONEN, S.; 1997. Species richness of vascular plants in the subarctic landscape of northern Finland: Modelling relationships to the environment. *Biodivers. Conserv.* 6(9) 1181-1201
- HONNAY, O.; HERMY, M.; COPPIN, P.; 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biol. Conserv.* 87(1) 73-84
- KALLIMANIS, A.S.; RAGIA, V.; SGARDELIS, S.P.; PANTIS, J.D. 2007. Using regression trees to predict alpha diversity based upon geographical and habitat characteristics. *Biodivers. Conserv.* 16 3863-3876
- KNIGHT, R.S.; CROWE, T.M.; SIEGFRIED, W.R. 1982. Distribution and species richness of trees in southern Africa. *J. S. Afr. Bot.* 48: 455-480.
- LEATHWICK, J.R.; BURNS, B.R.; CLARKSON, B.D. 1998. Environmental correlates of tree alpha-diversity in New Zealand primary forests. *Ecography* 21: 235-246.
- LOBO, J.M.; CASTRO, I.; MORENO, J.C.; 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biol. J. Linn. Soc.* 73 233–253
- MINISTERIO DE FOMENTO; 1999. Modelo Digital del Terreno 1: 25000. Dirección General del Instituto Geográfico Nacional. Centro Nacional de Información Geográfica. Madrid
- MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE; 1997-2007. Tercer Inventario Forestal Nacional. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid
- MORENO-SAIZ, J.; LOBO, J.; 2008. Iberian-Balearic fern regions and their explanatory variables. *Plant. Ecol.* 198(2) 149-67



- NINYEROLA, M.; PONS, X.; ROURE, J.M.; 2005. Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Universidad Autónoma de Barcelona. Bellaterra
- NOSS, R.F.; 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4 355-364
- O'BRIEN, E.M.; 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *J. Biogeogr.* 20 181-198
- O'BRIEN, E.M.; 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *J. Biogeogr.* 25 379-398
- O'BRIEN, E.M., FIELD, R., WHITTAKER, R.J.; 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos* 89 588-600
- PAUSAS, J.G.; CARRERAS, J.; FERRÉ, A.; FONT, X.; 2003. Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *J. Veg. Sci.* 14 661-668
- REY-BENAYAS, J.M.; SCHEINER, S.M.; 2002. Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: patterns and possible causal factors. *J. Veg. Sci.* 13 245-258
- REY-BENAYAS, J.M.; 1995. Patterns of diversity in the strata of boreal forest in British Columbia. *J. Veg. Sci.* 6 95-98
- RICHERSON, P.J., LUM, K.L.; 1980. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. *Am. Nat.* 116 504-536
- SPANOS, K.A.; FEEST, A.; PETRAKIS, P.V.; 2009. Improving the assessment and monitoring of forest biodiversity. *Management of Environmental Quality* 20(1) 52-63
- TORRAS, O.; GIL-TENA, A.; SAURA, S.; 2008. How does forest landscape structure explain tree species richness in a Mediterranean context? *Biodivers. Conserv.* 17(5) 1227-1240
- VETAAS, O.R.; FERRER-CASTÁN, D.; 2008. Patterns of woody plant species richness in the Iberian Peninsula: Environmental range and spatial scale. *J. Biogeogr.* 35(10) 1863-1878
- WHITTAKER, R.J.; NOGUÉS-BRAVO, D.; ARAÚJO, M.B.; 2007. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa. *Global Ecol. Biogeogr.* 16 76-89
- WOHLGEMUTH, T.; 1998. Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. *Biodivers. Conserv.* 7 159-177



Tabla 1. Valores medianos, mínimos y máximos de los hábitats forestales estudiados para el conjunto de las variables explicativas analizadas.

	PREC (mm)	RAD ($\text{kJm}^{-2}\text{día}^{-1}$)	TEM ($^{\circ}\text{C}$)	ALT_mn (m)	ALT_mx (m)	ALT_rg (m)	ALT_md (m)	ALT_de (m)
Med.	815,4	201,9	12,3	77	1.582	1.317	650,4	201,4
Mín.	353,2	162,1	5,1	1	471	335	122,3	60,1
Máx.	1.936,1	209,2	15,9	1227	2.868	2.498	1.951,2	676,8
	NT	TM (ha)	TMX (ha)	PAint100 (%)	PAint300 (%)	IC	DM (m)	LB (m)
Med.	247	74,3	1.507	40,3	7,4	0,93	908	1.621
Mín.	21	15,7	265	17,0	0,2	0,86	196	187
Máx.	1.396	388,9	46.287	66,8	34,1	0,99	4.933	13.105
	IFM	DPCF	IE	MCC	CAR1 (kmkm^{-2})	CAR2 (kmkm^{-2})	POB (habkm^{-2})	
Med.	2,4	15,6	2,0	0,71	0,02	0,19	33,1	
Mín.	1,7	5,8	1,7	0,63	0,00	0,00	3,9	
Máx.	3,4	24,8	3,1	0,79	0,12	0,59	1.304,7	

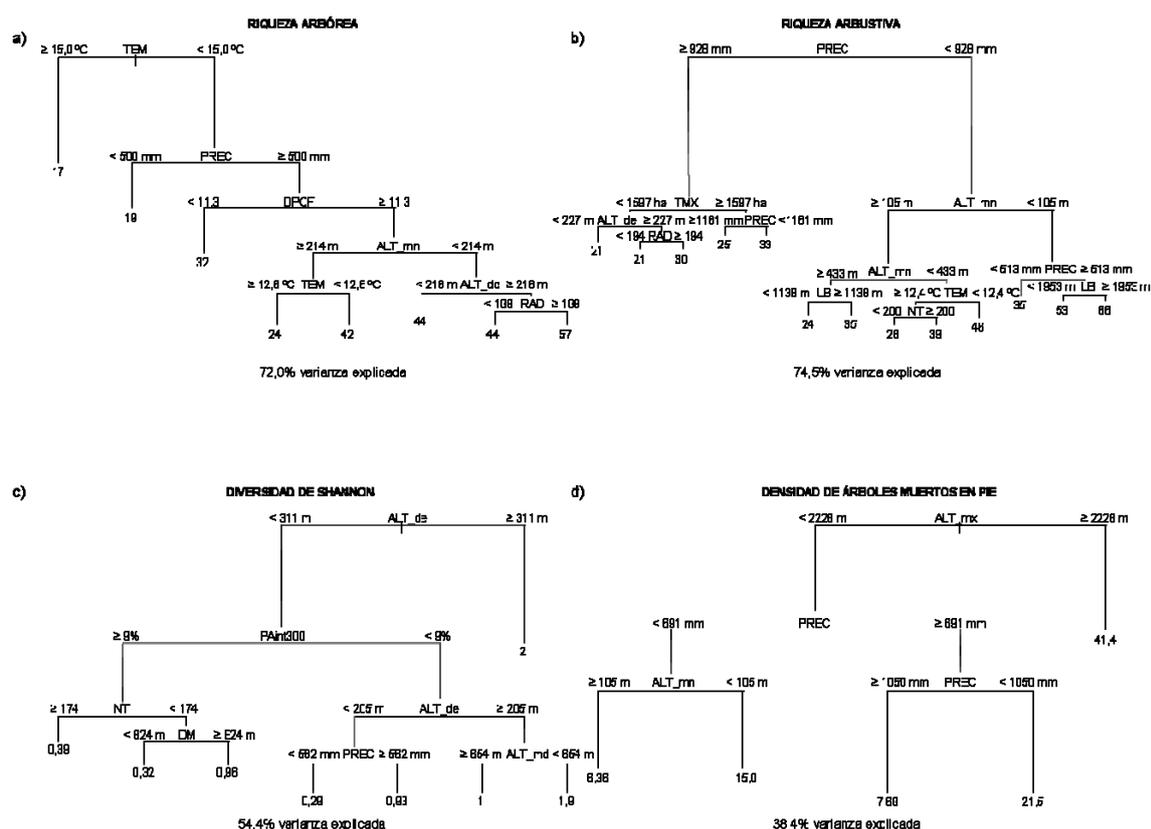


Figura 1. Árboles de regresión obtenidos para cada indicador de biodiversidad: (a) riqueza arbórea, (b) riqueza arbustiva, (c) diversidad arbórea, y (d) madera muerta. Las unidades de la radiación (RAD) son $\text{KJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. Los valores de la variable dependiente se han transformado a los valores originales de los indicadores de biodiversidad para facilitar la interpretación de los árboles de regresión, aunque los valores reales que han determinado sus divisiones corresponden a los residuos obtenidos tras controlar el esfuerzo de muestreo de cada hábitat