

Patrones de distribución de especies arbustivas respecto a arbóreas a lo largo de un gradiente ambiental atlántico-mediterráneo: una aproximación a partir de datos del tercer Inventario Forestal Nacional

A. E. Olthoff¹; C. Martínez-Ruiz^{1,2}; J. G. Alday^{2,3}

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

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

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

* Autor de correspondencia: C. Martínez-Ruiz [caromar@agro.uva.es].

> Recibido el 22 de marzo de 2016 - Aceptado el 05 de septiembre de 2016

Olthoff, A. E., Martínez-Ruiz, C., Alday, J. G. 2016. Patrones de distribución de especies arbustivas respecto a arbóreas a lo largo de un gradiente ambiental atlántico-mediterráneo: una aproximación a partir de datos del tercer Inventario Forestal Nacional. *Ecosistemas* 25(3): 22-34. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.03

Los inventarios forestales nacionales representan una fuente de datos de gran interés teórico y para la gestión. Sin embargo, su uso como herramienta para la caracterización del nicho de las especies arbóreas y arbustivas ha sido limitado. En este trabajo, se utilizan datos del tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3) en la provincia de Palencia, para describir los patrones de distribución y las propiedades del nicho efectivo de las principales especies forestales (árboles y arbustos), a lo largo del gradiente ambiental atlántico-mediterráneo típico del norte de España. El principal gradiente de comunidades (coenoclima) identificado se relaciona con las diferencias climáticas norte-sur, mientras que el segundo muestra un recambio en la composición florística de los bosques en relación con la pendiente. Las curvas de respuesta unimodal son las más frecuentes, lo que sugiere un considerable recambio en la composición florística de los bosques a lo largo del gradiente norte-sur. Los nichos de las especies con características similares están más próximos, son más amplios para las especies que ocupan ambientes con fuerte contraste o transicionales y más estrechos para las que ocupan hábitats muy particulares. La metodología utilizada basada en datos del Inventario Forestal Nacional proporciona una evaluación objetiva de la forma de respuestas de las especies a lo largo de gradientes ecológicos complejos.

Palabras clave: Características de nicho; coenoclinas; especies leñosas; IFN3; modelos HOF.

Olthoff, A. E., Martínez-Ruiz, C., Alday, J. G. 2016. Distribution patterns of shrub vs. tree species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from the third Spanish National Forest Inventory data. *Ecosistemas* 25(3): 22-34. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.03

National forest inventories are a data source of great theoretical and management interest. However, its use as a tool for niche characterization of tree and shrub species has been limited. In this study, data from the third Spanish National Forest Inventory (3SNFI) in the Palencia province are used to describe the distribution patterns and the realized niche properties of main forest species (trees and shrubs), along the Atlantic-Mediterranean environmental gradient typical of northern Spain. The main community gradient (i.e. coenocline) is related to the north-south climatic differences, while the second shows a turnover in the floristic composition of forests in relation to the slope. Unimodal response curves dominate along the gradient, with species optima at different points, providing evidence of a sufficient amount of compositional turnover. Niche location of trait-related species is closely located. 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, using datasets from national forest inventories.

Key words: Coenoclines; forest inventory; HOF models; niche characteristics; woody species.

Introducción

Las diferencias en la composición florística de 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). 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 (Austin 2002, Dubuis et al. 2013, Fischer et al. 2014, Murphy et al. 2015). No obstante, múltiples son los procesos y relaciones que pueden ser importantes en las asociaciones de comunidades de plantas a lo largo de gradientes ambientales (Keddy 1992), así como las estrategias de investigación planteadas para explicar los patrones observados en la distribución de la vegetación.

Los patrones de distribución de especies a lo largo de gradientes ambientales proporcionan información tanto desde un punto de vista teórico como de gestión y conservación (Olthoff 2015). Por ejemplo, el conocimiento de las relaciones especie-ambiente identificando patrones de biodiversidad y productividad (Fischer et al. 2014) es imprescindible para mejorar los planes de gestión y conservación de los bosques, garantizando el desarrollo de planes de restauración ecológica más realistas (Onaindia et al. 2013). Por otro lado, la identificación de los nichos efectivos de las especies de plantas y el conocimiento de su composición y dinámica pueden ser una importante información a considerar en los modelos de predicción de respuestas potenciales al cambio climático (Bellard et al. 2012). Algunos estudios han modelado ya la distribución actual y futura de varias especies arbóreas de la península Ibérica bajo los escenarios del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC), encontrando que el área de distribución de *Pinus sylvestris* L., *P. uncinata* Mill. ex Mirb., *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. y *Q. pyrenaica* Willd. se podría reducir notablemente (Benito-Garzón et al. 2008, 2013, García-Valdés et al. 2013). Incluso algunos modelos han predicho una migración ascendente de las comunidades de árboles mediterráneos hacia zonas más elevadas del Norte de España (Ruiz-Labourdette et al. 2012, Uri et al. 2014). Por tanto, debido a los efectos esperados del cambio climático en la distribución de especies, el éxito en la consecución de objetivos de gestión y conservación forestal, tanto a escala local como nacional, requiere de la comprensión de cómo los gradientes ambientales influyen en la habilidad de las especies para persistir (Gratani 2014).

Una aproximación metodológica para estimar la forma de las curvas de respuesta individual de las especies a lo largo de gradientes ambientales complejos es la propuesta por Huisman et al. (1993), que consiste en una serie de modelos de regresión logística jerárquica, ajustados mediante una estimación de máxima verosimilitud (modelos HOF; HOF=Huisman-Olff-Fresco). En las últimas décadas, se ha extendido el uso del análisis combinado de técnicas de ordenación multivariante con los modelos HOF, para describir los patrones de distribución de las especies (p.e. Oksanen y Minchin 2002, Jansen y Oksanen 2013), pero la mayoría del conocimiento disponible proviene del estudio de la relación especie-ambiente a escala local (Rydgren et al. 2003, Milder et al. 2013). Esta aproximación metodológica (ordenación y modelos HOF) raramente se ha aplicado a gradientes ambientales más amplios y heterogéneos, considerando variaciones climáticas y geomorfológicas a escala regional (Hrivnák et al. 2014), principalmente por la falta de fuentes de datos ambientales y de vegetación junto con un número de parcelas suficientemente amplio. No obstante, los inventarios forestales llevados a cabo periódicamente en los países de Europa, y en particular en España, proporcionan datos cuantitativos de la abundancia de las especies forestales y de las variables ambientales locales en numerosas parcelas de campo distribuidas por todo el país, que se pueden usar, entre otras cosas, para describir los procesos espaciales y ambientales que determinan los cambios en composición de las comunidades forestales a lo largo de amplios gradientes espaciales y ambientales.

La provincia de Palencia, en el norte de España, constituye un escenario ideal para estudiar la distribución de las especies forestales y caracterizar su nicho a lo largo de gradientes ambientales complejos, puesto que incluye dos regiones biogeográficas (Atlántica y Mediterránea) y dos unidades geomorfológicas de fuerte contraste (Cordillera Cantábrica y Meseta Castellana). Además, esta provincia cuenta con una alta diversidad forestal con especies arbóreas pertenecientes a grupos bien diferenciados de coníferas (*Pinus* sp., *Juniperus* sp.) y frondosas (*Quercus* sp., *Fagus* sp.), entre las que se incluyen especies localizadas en su límite sur de distribución (*Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*) o consideradas por algunos autores (Ruiz de la Torre 2002) como prácticamente endémicas de la península Ibérica (*Quercus pyrenaica*, que se extiende desde el suroeste de Francia hasta el norte de África). La evaluación de los factores ambientales que determinan la distribución de las masas forestales a lo largo de este gradiente climático

atlántico-mediterráneo es clave para poder predecir la dinámica de las especies frente a diferentes amenazas de conservación, como cambios en los usos del suelo, calentamiento global e invasión de especies exóticas (Corney et al. 2004). En Olthoff et al. (2016) se obtuvo que la topografía (altitud, pendiente) fue el factor ambiental más influyente en los patrones de distribución de las especies arbóreas a lo largo de este gradiente climático atlántico-mediterráneo, seguido del clima (temperatura, precipitación) y las variables edáficas.

Las especies de matorral también son importantes elementos de la estructura y función de los bosques, proporcionando refugio y alimento a la fauna silvestre (Jukes et al. 2001, Tudor et al. 2004) y contribuyendo significativamente a la diversidad vegetal (McKenzie y Halpern 1999, Gordillo 2002), especialmente en regiones como la provincia de Palencia donde la diversidad de los matorrales del sotobosque es significativamente mayor que la del estrato arbóreo (Ruiz de la Torre 2002, Sainz Ollero y Sanchez de Dios 2011). Normalmente su distribución puede estar asociada a la existencia de ciertas especies arbóreas o momentos de desarrollo, o que cambien de una manera diferencial en función de las condiciones climáticas. Por tanto, conocer los factores que determinan la distribución y abundancia de los arbustos del sotobosque es clave para la conservación de la diversidad vegetal (Corney et al. 2006) y gestión forestal (Torras et al. 2009, Marrs et al. 2013), particularmente en un escenario de cambio climático (Lindner et al. 2010).

A pesar de que los matorrales son componentes clave de los ecosistemas forestales, pocos esfuerzos se han invertido en modelizar su distribución o abundancia (McKenzie y Halpern 1999, Weisberg et al. 2003), y son muy pocos los modelos de simulación de la dinámica de masas forestales que incorporan la respuesta del estrato arbustivo (Corney et al. 2006). En este trabajo se estudia la distribución de especies arbustivas en comparación con la distribución de especies arbóreas (i.e. Olthoff et al. 2016), así como la caracterización del nicho efectivo de todas ellas, tanto arbóreas como arbustivas, a lo largo del gradiente de transición atlántico-mediterráneo típico del norte de España. Para ello se utilizan datos de parcelas inventariadas para la provincia de Palencia durante el tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3; 1997-2007). Como el gradiente climático-ambiental es complejo, debido al desnivel altitudinal al cual se asocian importantes variaciones en precipitación y temperatura, se espera que la mayoría de las especies muestren una respuesta unimodal, es decir, curva gaussiana simétrica o asimétrica (Gauch y Whittaker 1972), permitiéndonos estimar la amplitud del nicho efectivo de cada especie a partir de los modelos HOF (Oksanen y Minchin 2002). En particular, los objetivos de este estudio son: 1) identificar las variables ambientales que determinan los gradientes de comunidades de matorral y compararlos con los obtenidos en Olthoff et al. (2016) para especies arbóreas; 2) describir el patrón de respuesta individual de las principales especies leñosas, arbustivas y arbóreas, a lo largo de la principal coenoclima identificada, haciendo uso de datos de cobertura para todas ellas y de área basal para los árboles; y 3) caracterizar el nicho efectivo de las especies leñosas, tanto arbóreas como arbustivas, a lo largo de la principal coenoclima. Se espera poder asociar especies de matorral y arbóreas a lo largo del gradiente climático atlántico-mediterráneo estudiado.

Material y métodos

Área de estudio

El gradiente ambiental y climático estudiado discurre de norte a sur de la provincia de Palencia (norte de España), situada entre los 43° 04' y 41° 46' de latitud Norte y los 3° 53' y 5° 02' de longitud Oeste (Fig. 1). Dicho gradiente tiene una longitud de 140 km y comprende una gran variedad de paisajes y condiciones ambientales (Tejero de la Cuesta 1988), debido a la confluencia de dos regiones biogeográficas (Eurosiberiana y Mediterránea) y dos unidades geomorfológicas (la Cordillera Cantábrica y la Meseta Castellana), lo que resulta en una vegetación muy diversa (Ruiz de la Torre 2002).

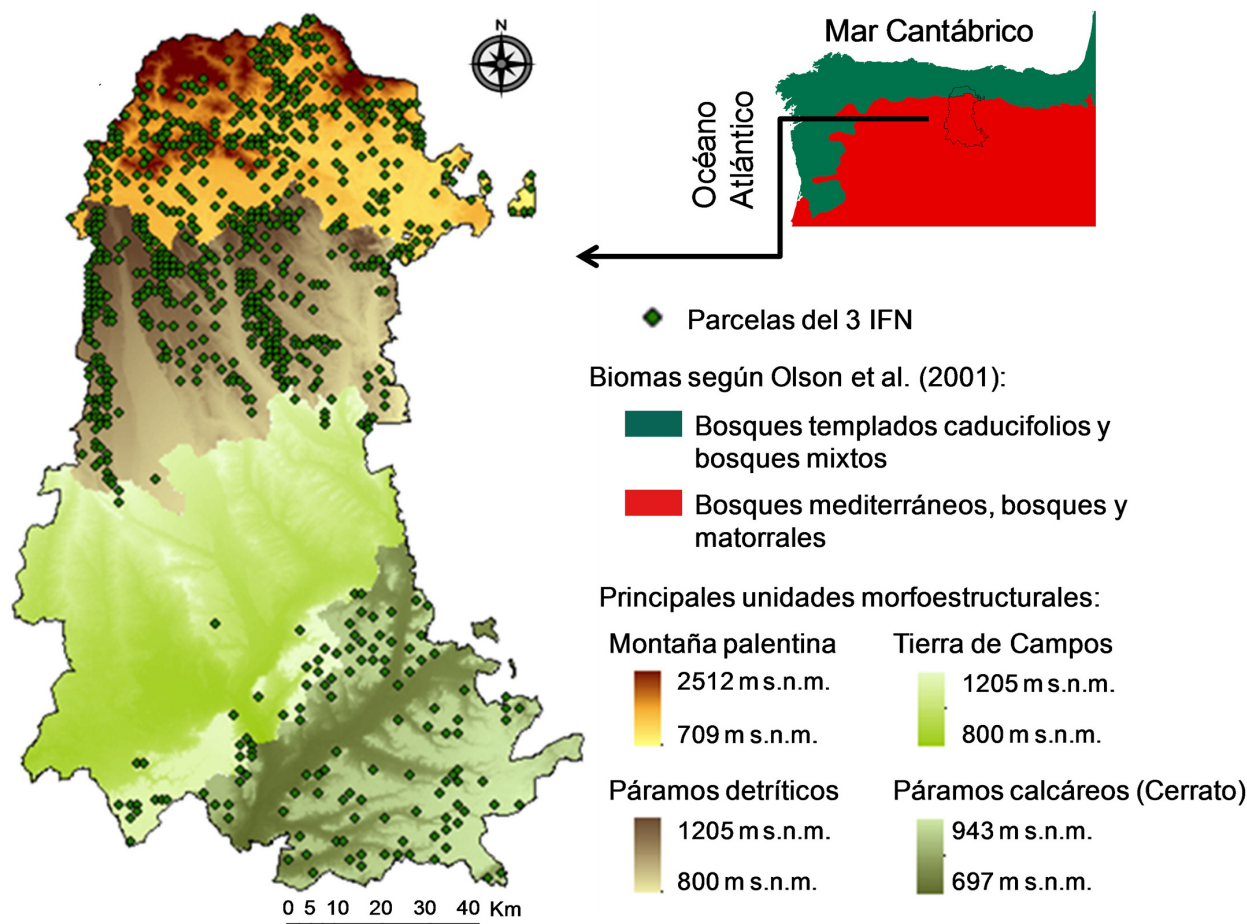


Figura 1. Localización de las 772 parcelas consideradas para este estudio en las cuatro principales unidades morfoestructurales a lo largo de la provincia de Palencia. Las parcelas se proyectan sobre un Modelo Digital del Terreno (MDT 200) del Instituto Geográfico Nacional de España, usando la herramienta de análisis 3D en ArcGis 10, donde el color se asigna al relieve; alturas del MDT en metros sobre el nivel del mar (m s.n.m.). En la localización de Palencia en la península Ibérica se han considerado los biomas según Olson et al. (2001).

Figure 1. Location of the 772 field plots from 3SNFI considered for study into the main four morfo-structural units along the Palencia province (Spain). Plots are represented over the Digital Terrain Model (DTM 200m) of the National Geographic Institute of Spain, using the 3D analysis tool in ArcGis; altitudes of DTM in meters above the sea level (m a.s.l.). The biomes according to Olson et al. (2001) has been considered in the location of Palencia in the Iberian Peninsula.

El clima cambia de Atlántico, fresco y húmedo en las montañas del norte, a Mediterráneo, cálido y seco en el sur de la provincia (Ruiz de la Torre 2002), y se relaciona con el complejo gradiente topográfico determinado principalmente por la Cordillera Cantábrica en el norte (hasta 2540 m de altitud) y la Meseta Castellana (\approx 800 m s.n.m.) en el centro y sur de la provincia. Estas circunstancias hacen que el gradiente ambiental y climático a lo largo de la provincia de Palencia sea particularmente interesante para el análisis de los patrones de distribución y caracterización de nicho de las principales especies forestales (árboles y arbustos), en un área de transición entre los climas Atlántico y Mediterráneo. Únicamente en el caso de las plantaciones de coníferas el patrón de distribución de éstas responde más bien a la selección de la especie para plantación que se realiza de acuerdo con sus preferencias de hábitat y productividad (Olthoff et al. 2016).

Fuentes de los datos

Durante el tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3; 1997-2007) se inventariaron 903 parcelas en la provincia de Palencia, que representan el 31.2% de la superficie total y aproximadamente el 87.5% de la superficie forestal. Las parcelas del IFN3 se distribuyen sistemáticamente, sobre los nodos de intersección de una malla de cuadrículas UTM de 1 x 1 km, cuando caen en área forestal. Son parcelas circulares de radio variable (5, 10, 15 y 25 m),

y en cada una de las circunferencias concéntricas se inventariaron todos los árboles (pies mayores) con diámetro a la altura del pecho (d.b.h.) de 75, 125, 225 y 425 mm, respectivamente. De modo que en la primera circunferencia (de radio 5 m) se midieron todos los pies mayores con d.b.h = 75 mm, en la que llega hasta los 10 m de radio se midieron todos los árboles de d.b.h = 125 mm, y así sucesivamente. Los arbustos se inventariaron dentro de una parcela de radio fijo de 10 m pero únicamente si su cobertura era superior al 2% (Torras et al. 2012). Cabe mencionar que la identificación de las especies en el IFN3 está limitada a una lista predefinida de taxones, y que su identificación a nivel de especie sólo es posible si son suficientemente frecuentes o importantes como para ser reconocidas por las cuadrillas de campo, siendo el resto de especies agrupadas en su mayoría a nivel de género (ver Torras et al. 2009) y, en ese caso, excluidas del análisis de los modelos HOF, excepto en el caso del género *Thymus* por su relevancia en la caracterización de la vegetación más mediterránea.

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

Las variables edáficas que se obtuvieron de la base de datos del IFN3 para las 772 parcelas fueron: pedregosidad, materia orgánica, textura, signos de erosión y tipo de suelo. Las variables climáticas incluyeron precipitación anual (407-1892 mm) y temperatura media anual (5.1-12.1 °C) y se obtuvieron del Atlas Agroclimático de Castilla y León (ITACyL-AEMET 2013), usando la herramienta de análisis 3D en ArcGis (version 10, ESRI, Redlands, CA, USA). Las variables topográficas fueron la altitud (739-2162 m) y la pendiente (0-38°), y se obtuvieron del Modelo Digital del Terreno del Instituto Geográfico Nacional (DTM 200 m), usando la misma herramienta de análisis 3D en ArcGis.

Los datos de vegetación del IFN3 utilizados en este estudio corresponden a la cobertura (%) de todas las especies leñosas (árboles y arbustos) inventariadas en cada una de las 772 parcelas seleccionadas. Un total de 124 taxones (31% árboles y 69% arbustos) pertenecientes a 25 familias fueron registrados para el conjunto de las 772 parcelas seleccionadas. Además, se estimó el área basal (G) en las 653 parcelas para las que existían datos de pies mayores, como suma de las áreas basales (m²/ha) de todos los individuos de d.b.h. (d_j) ($G = \sum(N_j \cdot (\pi/4) \cdot d_j^2$), donde $N_j = n^\circ$ pies/ha de d.b.h. d_j).

Análisis estadísticos

Para identificar las variables ambientales que determinan la abundancia de las especies de matorral y compararlo con lo obtenido en Olthoff et al. (2016) para especies arbóreas hemos realizado un DCA (Detrended Correspondence Analysis). Lo aplicamos sobre la matriz de coberturas de las especies forestales (i.e. arbustivas y arbóreas) para identificar los principales gradientes ambientales que determinan la abundancia de especies (i.e. coenoclinas asociados a los ejes de ordenación, Lawesson y Oksanen 2002). El DCA construye ejes de ordenación basados en la similitud florística que existe entre las parcelas, medida en unidades de desviación estándar, de modo que las unidades del DCA pueden ser interpretadas como unidades de cambio en la composición de especies (Økland 1990, Lawesson y Oksanen 2002). Para ayudar en la interpretación de las coenoclinas, las variables ambientales se ajustaron sobre la ordenación DCA usando la función *envfit* del paquete "vegan" con 9999 permutaciones (Oksanen et al. 2008). Se trata de un método de ajuste de vectores que busca la dirección hacia donde se dirigen los factores de las variables ambientales de estudio sobre la base de los datos de la ordenación y que, a su vez, maximicen la correlación. La ventaja del método es que permite testar la significación de los vectores y factores ajustados mediante permutaciones, pudiéndose calcular el R² de cada variable. Las variables explicativas consideradas en el análisis fueron: climáticas (precipitación y temperatura media anuales), topográficas (altitud, pendiente y unidad morfo-estructural) y edáficas (pedregosidad, textura y materia orgánica). Únicamente las variables significativas ($p < 0.001$) y con una variabilidad explicada superior al 30% se muestran en resultados.

Para ajustar el patrón de distribución de 15 especies arbóreas y 36 arbustivas a lo largo de la primera coenoclina (DCA1) calibraremos los modelos HOF (Huissman-Olff-Fresco, Huissman et al. 1993) con datos de cobertura de 772 parcelas del IFN3. Además, se ajustó el patrón de distribución de 10 especies arbóreas calibrando los modelos con datos de área basal de 653 parcelas. Con esta técnica se prueban cinco modelos con complejidad creciente: modelo I, especies sin patrón de respuesta; modelo II, con tendencia creciente o decreciente; modelo III, con tendencia creciente o decreciente hasta o desde un máximo asintótico; modelo IV, curva de respuesta unimodal simétrica; modelo V, curva de respuesta unimodal asimétrica). El estadístico AIC (Akaike Information Criterion; Akaike 1973) se usó para seleccionar el modelo de respuesta más apropiado para cada especie (Burnham y Anderson 2002). Los modelos HOF se validaron utilizando "bootstrapping" ya que en ocasiones no se disponía de muchos datos por especie (Tabla 1). Para cada especie se seleccionaron el 20% de las observaciones para el "bootstrap" con el fin de validar y testar la robustez del modelo.

Este procedimiento se realizó para cada especie modelizada tanto para datos de cobertura como de área basal.

Para cuantificar el óptimo (μ , coordenada del DCA1 donde la especie alcanza el máximo valor de cobertura), la amplitud de nicho (2t, intervalo de tolerancia de la especie) y la máxima probabilidad de ocurrencia (h) de las principales especies leñosas (i.e. arbóreas y arbustivas) en el óptimo, usamos los modelos HOF calibrados con datos de cobertura para aquellas especies con respuesta unimodal (modelos HOF IV y V). Se calculó, además, el solapamiento de nicho que indica el grado de solapamiento mutuo de las curvas de respuesta de cada pareja de especies, de árboles por un lado y de arbustos por otro, usando la función "nichelap" (Lawesson y Oksanen 2002). Todos los análisis fueron realizados en R (versión 3.2.2, R Development Core Team 2015), usando el paquete "vegan" para los análisis multivariantes (versión 2.3-2, Oksanen et al. 2015) y el paquete "eHOF" para los modelos HOF (versión 1.7, Jansen y Oksanen 2013).

Resultados

Ordenación e identificación de las principales coenoclinas

La ordenación DCA de las 772 parcelas arroja autovalores (λ) de 0.84 y 0.59 para los dos primeros ejes, con longitud de gradiente de 8.11 y 5.20 unidades de desviación estándar, que explican el 37% y 26% de la varianza total, respectivamente (Fig. 2). El ajuste de las variables ambientales sobre la ordenación de las parcelas (Fig. 2a) muestra cómo temperatura y precipitación son las variables que más variabilidad explican (0.58 y 0.50, respectivamente), mostrando ambas una tendencia opuesta; la precipitación aumenta hacia el extremo negativo del DCA1 mientras que la temperatura aumenta hacia el extremo positivo. Además, la altitud se relaciona positivamente con la precipitación y negativamente con la temperatura (0.46). Por lo tanto el primer eje del DCA representa un gradiente climático, correlacionado positivamente con la temperatura y negativamente con la precipitación, relacionado negativamente con el gradiente altitudinal norte-sur (i.e. más precipitación y menos temperatura en el norte). Por su parte, el eje 2 del DCA representa un gradiente de pendiente con el que se relaciona positivamente (0.30).

La primera coenoclina (DCA1) muestra un recambio en la composición florística de los bosques, tanto de frondosas como de coníferas (Fig. 2a y 2b). De izquierda a derecha, los bosques de frondosas de carácter atlántico, como *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*, son remplazados por los de *Q. pyrenaica* (especie de carácter sub-mediterráneo) y estos, a su vez, por los bosques de *Q. faginea* y *Q. ilex* subsp. *ballota*, especies de carácter mediterráneo. Los bosques de *Pinus sylvestris* y *P. nigra* son abundantes hacia la izquierda del DCA1, mientras que las plantaciones de *P. halepensis*, *P. pinea* y *Cupressus sempervirens* se localizan en la parte derecha del gradiente.

La segunda coenoclina (DCA2) muestra diferencias en la composición florística de los bosques en relación a la pendiente que aumenta hacia el extremo superior del DCA2, donde dominan *Juniperus sabina* y *J. communis* en las laderas de fuerte pendiente, mientras que las plantaciones de *P. nigra* y *P. pinaster* ocupan las zonas más llanas y los bosques de *Q. pyrenaica*, *F. sylvatica* y *Q. petraea* localizaciones de pendientes intermedias (Fig. 2a).

La composición de las comunidades arbustivas del sotobosque experimenta un recambio, a lo largo del DCA1, asociado al gradiente climático atlántico-mediterráneo identificado, y un paralelismo con el recambio de las especies arbóreas dominantes (Fig. 2b). El recambio va desde los matorrales de alta montaña dominados por *Sorbus aucuparia*, *Ilex aquifolium* y *Vaccinium myrtillus*, y matorrales atlánticos dominados por *Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica* y *Erica cinerea* en el norte de la provincia (extremo negativo del DCA1, Fig. 2b), hasta los matorrales más mediterráneos del sur representados por *Thymus* sp., *Lavandula* sp., *Dorycnium pentaphyllum*, *Santolina rosmarinifolia* y *Ononis tridentata* (extremo

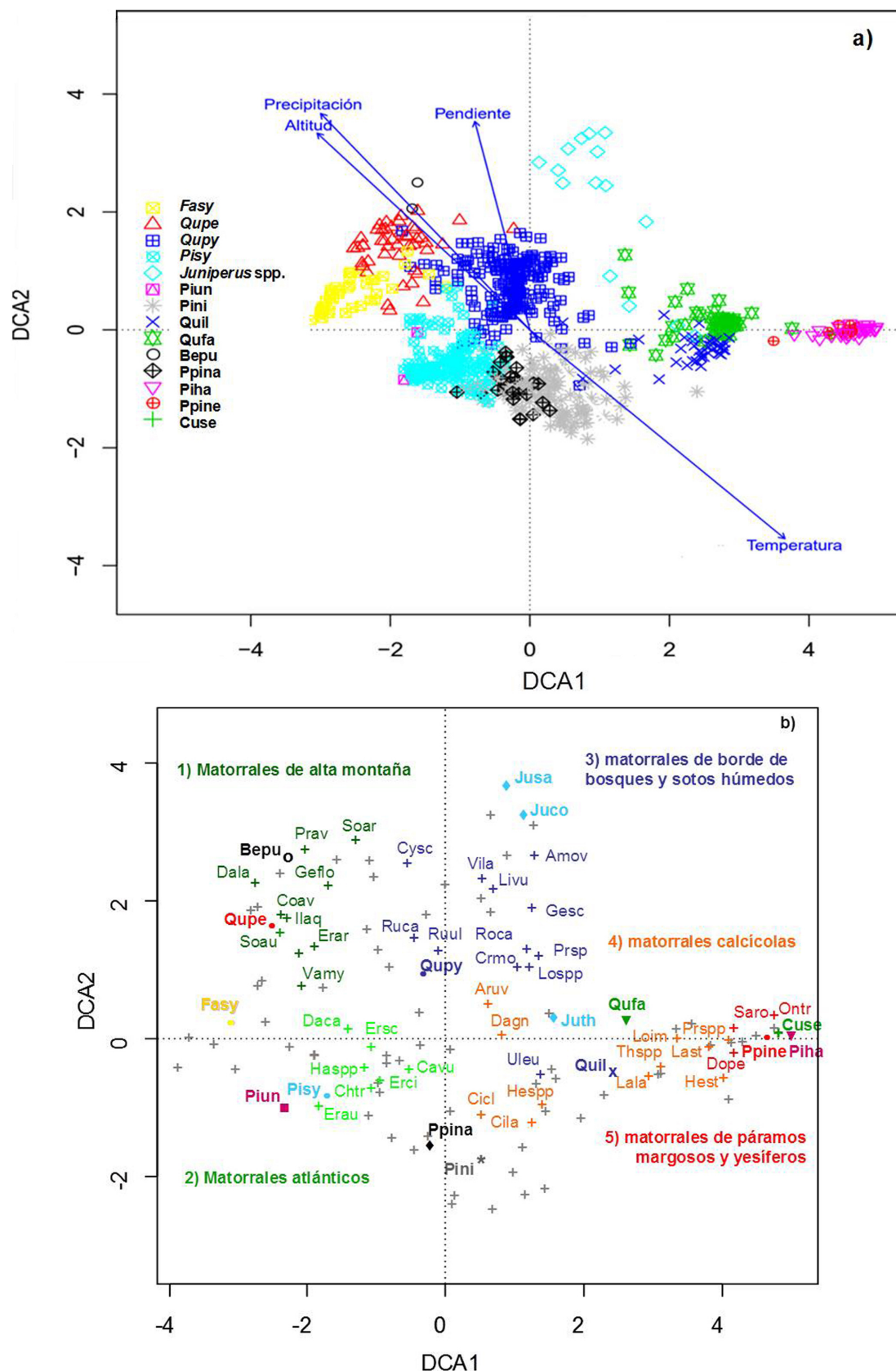


Figura 2. (a) Ordenación DCA de las 772 parcelas del IFN3 consideradas en este estudio, identificadas por la especie arbórea dominante, y proyección de las variables ambientales explicativas. **(b)** Ordenación DCA de los 124 taxones de leñosas registrados e identificación de los más abundantes; las especies arbóreas aparecen en negrita con el mismo código de colores que en Fig. 2a, las especies arbustivas se agrupan en los cinco grupos seriales descritos por San Miguel et al. (2004). Ver [Tabla 1](#) para la identificación de las especies, excepto para Fasy= *Fagus sylvatica*, Piha= *Pinus halepensis*, Piun= *Pinus uncinata*, Haspp= *Halimium* sp., Hespp= *Helianthemum* sp., Lospp= *Lonicera* sp., Prav= *Prunus avium*, Prssp= *Prunus* sp. and Ruul= *Rubus ulmifolius*. Para facilitar la interpretación, las coordenadas de ambos ejes del DCA se centraron en torno a cero.

Figure 2. (a) DCA ordination of 772 plots from 3SNFI selected for study, identified by the dominant tree species, and projection of the environmental variables. **(b)** DCA ordination of 124 woody taxa identified; tree species are in bold with the same colours than in Fig. 2a, shrub species are put into five groups according to their serial position as San Miguel et al. (2004) proposed. See [Table 1](#) for species identification, except for Fasy= *Fagus sylvatica*, Piha= *Pinus halepensis*, Piun= *Pinus uncinata*, Haspp= *Halimium* sp., Hespp= *Helianthemum* sp., Lospp= *Lonicera* sp., Prav= *Prunus avium*, Prssp= *Prunus* sp. and Ruul= *Rubus ulmifolius*. To facilitate interpretation, the plot scores along both DCA axes were centred on zero.

positivo del DCA1, **Fig. 2b**). Finalmente, se observa un remplazo de la dominancia de los matorrales a lo largo del gradiente de pendiente asociado al DCA2, desde los representativos de zonas rocosas y pendientes escarpadas (e.g. *Amelanchier ovalis*, *Ligustrum vulgare*, *Genista scorpius*; extremo positivo del DCA2, **Fig. 2b**), hacia los característicos de las tierras llanas de los páramos calcáreos del sur (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Helianthemum* sp.; extremo negativo del DCA2, **Fig. 2b**).

Modelos HOF de respuesta individual de las especies leñosas a lo largo de la principal coenocline (DCA1)

Considerando la cobertura como medida de abundancia, trece especies de árboles mostraron respuesta unimodal asimétrica (modelo V) a lo largo del DCA1 (**Fig. 3a, Tabla 1**). Sólo *F. sylvatica* y *P. halepensis* mostraron modelo II con tendencia decreciente y creciente, respectivamente, posiblemente porque su óptimo cae fuera de la porción del gradiente estudiado. Se observa un remplazo gradual de las especies arbóreas a lo largo del DCA1, en consonancia con el mostrado por la ordenación DCA (**Fig. 2**), desde *F. sylvatica*, *Q. petraea* y *P. sylvestris*, en zonas con precipitaciones abundantes y temperaturas bajas, hacia especies de *Quercus* y *Pinus* propias de ambientes más xéricos (extremo derecho del DCA1), como *Q. faginea*, *Q. ilex* subsp. *ballota*, *P. halepensis* y *P. pinea*.

Considerando el área basal de las especies arbóreas, algunas especies muestran diferente modelo que si se usa cobertura (**Fig. 3b**), pero siguen siendo las mismas dos especies las que no muestran respuesta unimodal (*F. sylvatica* y *P. halepensis* muestran ahora modelo III con tendencia decreciente y creciente, respectivamente, con áreas máximas fuera del gradiente estudiado). Sin embargo, el patrón de respuesta observado a lo largo del DCA1 es similar y hay un predominio de la respuesta unimodal asimétrica (modelo V); sólo *P. pinaster* y *P. pinea* mostraron respuesta unimodal simétrica (modelo IV) con máximos en la zona media del gradiente, mientras que las seis especies restantes mostraron respuesta unimodal asimétrica (modelo V) en su mayoría hacia el extremo derecho del DCA1.

Sólo cuatro especies de arbustos no mostraron respuesta unimodal a lo largo del DCA1 (**Fig. 3c y 3d**): *Santolina rosmarinifolia* mostró una tendencia creciente hacia un máximo alcanzable (modelo III), *Daphne laureola* y *Sorbus aria* mostraron modelo II con tendencia decreciente, y *Ononis tridentata* mostró modelo II con tendencia creciente. Entre los arbustos con respuesta unimodal (**Tabla 1**), nueve mostraron respuesta unimodal simétrica (modelo IV) y 23 respuesta unimodal asimétrica (modelo V). Se observa también un remplazo gradual de las especies arbustivas a lo largo del DCA1, en consonancia con el mostrado por la ordenación DCA (**Fig. 2b**), desde especies de matorrales de alta montaña (*Sorbus aucuparia*, *Ilex aquifolium* y *Vaccinium myrtillus*) o matorrales atlánticos (*Calluna vulgaris*, *Daboecia cantabrica* y *Erica cinerea*) en el extremo izquierdo del DCA1, hacia especies más típicamente mediterráneas en el extremo derecho (*Thymus* sp., *Lavandula stoechas*, *Dorycnium pentaphyllum*, *S. rosmarinifolia* y *O. tridentata*).

Caracterización del nicho de las especies leñosas

Los óptimos del nicho predichos por los modelos se distribuyen a lo largo de todo el gradiente, aunque predominan los ubicados en el extremo inferior y medio del mismo (**Tabla 1, Fig. 4**). Así, *B. pubescens*, *Q. petraea*, *P. sylvestris*, *I. aquifolium*, *Corylus avellana* L., *V. myrtillus*, *S. aucuparia*, *Erica arborea* L., *E. australis* L., *Cytisus scoparius* y *Genista florida* alcanzan sus óptimos en el extremo inferior del gradiente ($\mu < 2$), mientras que muchas más especies tienen su óptimo en la zona media (p.e. *P. nigra*, *J. sabina*, *J. communis*, *Ulex europaeus*, *Daphne gnidium* y *Amelanchier ovalis* ($\mu = 2.5-4.5$)) y muy pocas en el extremo superior (p.e. *P. pinea*, *Q. faginea*, *L. stoechas*, *Thymus* sp., *Lonicera implexa* y *Lavandula latifolia* ($\mu > 6$)). Los óptimos de *C. sempervirens*, *Helichrysum stoechas* y *D. pentaphyllum* caen fuera de la porción del gradiente analizada (ver **Tabla 1**) y por ello no es posible dibujarlos en la **Figura 4**.

Entre las especies de árboles, *Q. ilex* subsp. *ballota*, *P. nigra*, *Q. faginea* y *Q. pyrenaica* muestran los nichos más amplios ($2t > 1$) que, además son muy similares entre sí (**Tabla 1**), mientras que *J. sabina* y *B. pubescens* tienen los nichos más estrechos ($2t \leq 0.3$;

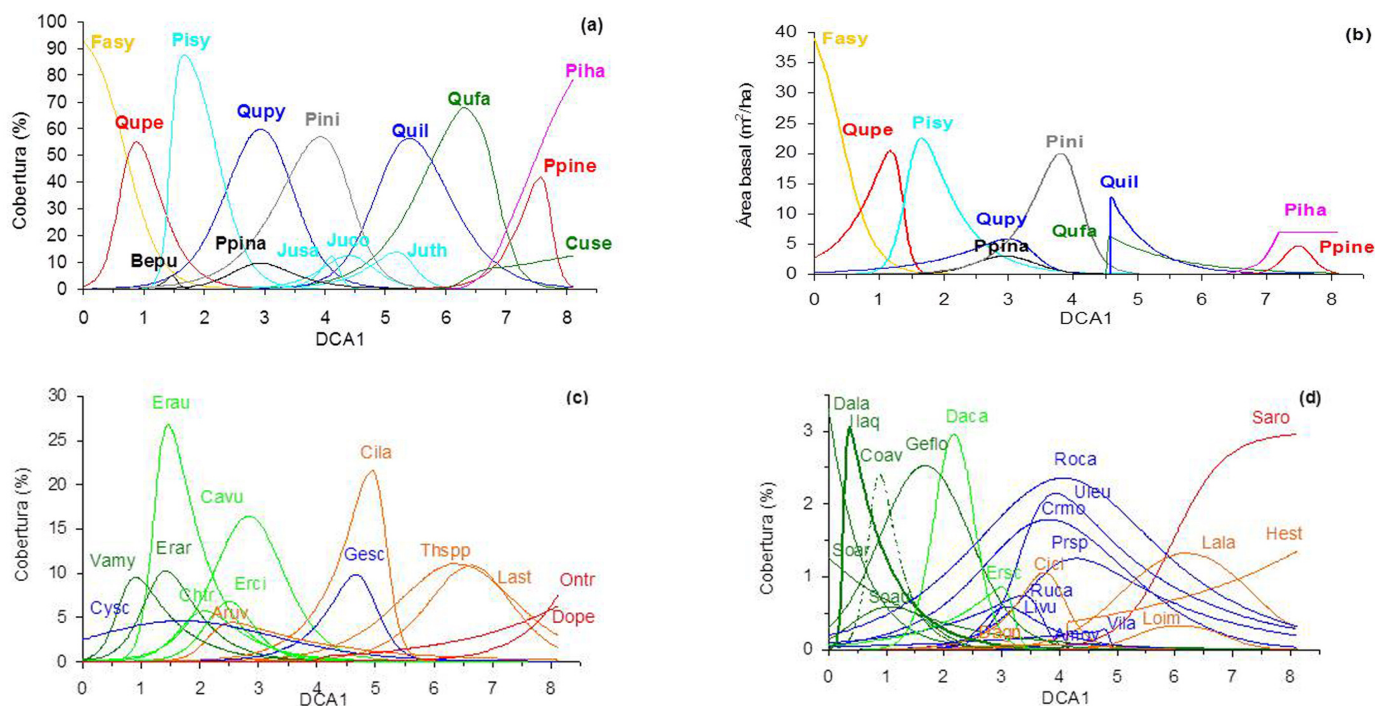


Figure 3. Curvas de respuesta individual de las especies leñosas de la provincia de Palencia a lo largo de la principal coenocline (DCA1), derivadas de los modelos HOF usando como medida de abundancia la cobertura de árboles (a) (ver **Fig. 3a** en **Olthoff et al. 2016**) y arbustos (c, d), y el área basal de los árboles (b). Las curvas de las especies arbustivas se separan en dos paneles para facilitar la visualización de aquellas con menor cobertura (d). Códigos de las especies en **Tabla 1** y **Figura 2**, con los mismos colores que en **Fig. 2b**.

Figure 3. HOF-derived response curves for woody species in the Palencia province, relative to the first main coenocline (DCA1), using cover data of trees (a) (see **Fig. 3a** in **Olthoff et al. 2016**) and shrubs (c-d), and basal area data of trees (b). Shrub graphs separated for clarity of scale. Species codes in **Table 1** and **Figure 2**, with the same colours than in **Fig. 2b**.

Tabla 1, Fig. 4). La mayoría de los arbustos tienen una amplitud de nicho < 1 , siendo *Rosa canina* L. y *C. scoparius* la especie arbustiva de nicho más amplio ($2t > 3$) y *C. avellana* e *I. aquifolium* las de nichos más estrechos ($2t \leq 0.5$).

La mayoría de las especies arbóreas presentan probabilidades de ocurrencia (h) superiores al 40%, siendo del 88% para *P.*

sylvestris y del 42% para *P. pinea* (Tabla 1, Fig. 4); solo cuatro especies arbóreas muestran probabilidades de ocurrencia inferiores al 14%. Para arbustos, sólo *E. australis* y *Cistus ladanifer* muestran probabilidades de ocurrencia por encima del 20%; el resto de especies muestran en su mayoría probabilidades inferiores al 4%.

Tabla 1. Óptimo (μ), máxima probabilidad de ocurrencia (h) y amplitud de nicho ($2t$) de las especies con respuesta unimodal a lo largo de la principal coenocline (DCA1), así como porcentaje de parcelas (%) en las que está presente cada especie. Datos de *C. sempervirens* (Cuse), *Helichrysum stoechas* (Hest) y *Dorycnium pentaphyllum* (Dope) no están disponibles porque sus óptimos caen fuera de la porción del gradiente estudiada.

Table 1. Location of optimum (μ), predicted maximum probability (h) and niche widths based on $2t$ tolerances, for species with unimodal responses along the main coenocline (DCA1), as well as percentage of 3SNFI plots (%) with presence of the species. Data of *C. sempervirens* (Cuse), *Helichrysum stoechas* (Hest) and *Dorycnium pentaphyllum* (Dope) are not available because their optima fall outside the sampled portion of the gradient.

Especies	Código	Modelo	μ	h	$2t$	%
Árboles						
<i>Quercus ilex</i> subsp. <i>ballota</i> (Desf.) Samp.	Quil	V	5.39	0.563	1.25	17.5
<i>Pinus nigra</i> J.F.Arnold	Pini	V	3.92	0.570	1.18	29.5
<i>Quercus faginea</i> Lam.	Qufa	V	6.35	0.679	1.17	15.8
<i>Quercus pyrenaica</i> Willd.	Qupy	V	2.93	0.598	1.12	59.3
<i>Pinus pinaster</i> Aiton	Ppina	V	2.92	0.097	0.99	14.4
<i>Juniperus communis</i> L.	Juco	V	4.39	0.125	0.86	10.6
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Pisy	V	1.67	0.876	0.75	30.7
<i>Juniperus thurifera</i> L.	Juth	V	5.17	0.139	0.73	3.4
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.	Qupe	V	0.87	0.550	0.69	14.6
<i>Pinus pinea</i> L.	Ppine	V	7.56	0.420	0.52	2.6
<i>Juniperus sabina</i> L.	Jusa	V	4.11	0.122	0.30	2.2
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Bepu	V	1.46	0.049	0.20	1.3
Arbustos						
<i>Rosa canina</i> L.	Roca	V	4.06	0.024	3.18	23.7
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	Cyisc	V	1.69	0.046	3.15	19.3
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Crmo	V	3.81	0.018	2.54	31.3
<i>Daphne gnidium</i> L.	Dagn	IV	3.73	0.001	2.39	1.3
<i>Prunus spinosa</i> L.	Prsp	V	4.29	0.013	2.24	13.7
<i>Lavandula latifolia</i> Medik.	Lala	IV	6.21	0.013	2.21	3.4
<i>Thymus</i> spp. L.	Thspp	IV	6.39	0.111	2.01	14.0
<i>Ulex europaeus</i> L.	Uleu	V	3.93	0.021	1.86	3.6
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik.	Amov	IV	4.37	0.001	1.70	1.4
<i>Genista florida</i> L.	Geflo	IV	1.67	0.025	1.59	7.8
<i>Lonicera implexa</i> Aiton	Loim	IV	6.08	0.003	1.50	1.4
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	Aruv	V	2.56	0.044	1.47	12.3
<i>Lavandula stoechas</i> L.	Last	V	6.62	0.109	1.42	9.2
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Soau	IV	1.08	0.006	1.36	4.9
<i>Viburnum lantana</i> L.	Vila	V	4.90	0.003	1.36	2.2
<i>Rubus caesius</i> L.	Ruca	V	3.36	0.007	1.24	5.6
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	Cavu	IV	2.83	0.164	1.21	40.5
<i>Chamaespartium tridentatum</i> (L.) P.E. Gibbs	Chtr	V	2.08	0.057	1.03	19.9
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Livu	V	3.09	0.006	1.01	1.6
<i>Erica arborea</i> L.	Erar	V	1.42	0.102	0.89	8.8
<i>Cistus clusii</i> Dunal	Cicl	V	3.74	0.011	0.83	2.6
<i>Genista scorpius</i> (L.) DC.	Gesc	V	4.66	0.098	0.82	4.7
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Vamy	V	0.90	0.095	0.81	8.9
<i>Erica cinerea</i> L.	Erci	V	2.50	0.068	0.81	9.3
<i>Erica scoparia</i> L.	Ersc	V	3.36	0.009	0.78	1.7
<i>Cistus ladanifer</i> L.	Cila	V	4.93	0.217	0.72	0.1
<i>Daboecia cantabrica</i> (Huds.) K.Koch	Daca	IV	2.17	0.03	0.70	3.6
<i>Erica australis</i> L.	Erau	V	1.46	0.267	0.70	20.6
<i>Corylus avellana</i> L.	Coav	V	0.88	0.024	0.49	3.6
<i>Ilex aquifolium</i> L.	Ilaq	V	0.36	0.030	0.48	7.6

Es interesante destacar el bajo grado de solapamiento entre las curvas de respuesta, tanto de árboles como de arbustos, a lo largo de la coenoclina (ver **Apéndices 1 y 2, Fig. 4**). Además, son frecuentes los solapamientos marcadamente asimétricos entre muchas especies. Por ejemplo, *R. canina* cubre totalmente la curva de respuesta de *A. ovalis*, *D. gnidium*, *L. implexa* y *Viburnum lantana*, mientras que éstas sólo ocupan el 2-6% del rango de *R. canina*. Es interesante destacar el solapamiento del 100% de *P. nigra* sobre otra especie del mismo género, *P. pinaster*. Sin embargo, el rango de solapamiento es bastante simétrico entre varias especies de árboles: *Q. faginea* y *Q. ilex* (68 y 62% respectivamente), *Q. pyrenaica* y *P. nigra* (49 y 48% respectivamente), *J. communis* y *J. thurifera* (49 y 49% respectivamente) y *Q. pyrenaica* y *P. sylvestris* (32 y 32% respectivamente), y de arbustos: *Thymus* sp. y *L. stoechas* (100 y 70% respectivamente) y *V. myrtillus* y *E. arborea* (64 y 72% respectivamente). *B. pubescens*, *P. pinaster* y *Juniperus* spp., entre las especies de árboles, y *D. gnidium*, *A. ovalis*, *V. lantana* y *Ligustrum vulgare*, entre las especies de arbustos, son las que sufren mayor solapamiento (ver **Apéndices 1 y 2**), mientras que *R. canina* y *C. scoparius*, *C. vulgaris*, *Artostaphylos uva-ursi* son las especies que más porción del nicho de otras cubren (solapamiento medio entre 58 y 72%).

Discusión

Ordenación e identificación de los principales gradientes ambientales para el establecimiento de comunidades o coenoclinas

Los patrones de distribución de las especies, tanto arbóreas como arbustivas, a lo largo de la provincia de Palencia están determinados principalmente por las diferencias climáticas norte-sur, condicionadas en gran medida por un gradiente altitudinal (DCA1, principal coenoclina), siendo el gradiente similar a cuando la ordenación se realizaba únicamente con árboles (Olthoff et al. 2016). La 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 conocido gradiente norte-sur en las condiciones ambientales de la provincia (Tejero de la Cuesta 1988), y en general del gradiente de transición atlántico-mediterráneo del norte de España (Ruiz de la Torre 2002).

Puesto que las especies arbustivas responden a los mismos gradientes ambientales que las especies arbóreas (Olthoff et al. 2016), es posible relacionar las especies arbóreas dominantes con su vegetación arbustiva subyacente a lo largo de las dos coenoclinas identificadas (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 (ver Fig. 2b): (1) matorrales de alta montaña y (2) matorrales atlánticos que suponen la etapa de substitución de las formaciones boscosas más húmedas, (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 los páramos murgosos y yesíferos.

Patrones de distribución de especies arbóreas y arbustivas a lo largo del gradiente climático

En general, los bosques más atlánticos, sombríos, fríos y húmedos sobre suelos moderadamente ricos y ácidos de las montañas del norte, van siendo substituidos por los bosques mediterráneos subhúmedos y semiáridos, más abiertos, secos y oligotróficos, en las partes media y sur del gradiente, respectivamente. La vegetación arbustiva del sotobosque experimenta un recambio paralelo, desde los matorrales atlánticos y de alta montaña en el norte hacia los más heliófilos, característicos de los bosques mediterráneos más secos sobre los suelos calizos y yesíferos del sur.

Asociadas a los bosques atlánticos de las frondosas caducifolias *F. sylvatica* y *Q. petraea* del norte, especies características de enclaves fríos y húmedos (típicamente eurosiberianas), aparece un estrato arbustivo de especies de alta montaña constituido por *D. laureola*, *E. arborea*, *V. myrtillus* y *C. avellana*, entre otras (Fig. 2b). Este estrato arbustivo se mezcla, además, con *S. aucuparia*, *Prunus avium* e *I. aquifolium* bajo los bosques de *B. pubescens* (Fig. 2b) ubicados en los fondos de valle húmedos (Tejero de la Cuesta 1988). Los bosques atlánticos de las frondosas caducifolias coexisten, en las lluviosas y frías montañas del norte, con bosques de las coníferas *P. sylvestris* y *P. uncinata*, cuyo sotobosque se compone principalmente de matorrales atlánticos de *Erica arborea* y *E. australis* (Ruiz de la Torre 2002, Fig. 3c). A medida que el gradiente avanza, estos bosques de coníferas coexisten con bosques submediterráneos de la especie marcescente *Quercus pyrenaica* y el sotobosque se enriquece por matorrales atlánticos de otras ericáceas (*Erica cinerea*, *E. scoparia*, *Daboecia cantabrica*, *Calluna vulgaris*), junto a alguna leguminosa (*Chamaespartium tridentatum*) y cistácea (*Halimium* sp.), que constituyen los matorrales de substitución de los bosques más húmedos (Fig. 2b).

En los páramos detríticos (ver Fig. 1), algo más secos que las montañas, dominan los bosques altamente degradados de *Q. pyrenaica*, cuyo sotobosque incluye vegetación de transición entre las regiones biogeográficas Atlántica y Mediterránea, como la característica de bordes de bosques y sotos húmedos, con *Viburnum lantana*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Lonicera* sp., *Crataegus monogynay* *Genista scorpius*, entre otras especies. Estos bosques coexisten con bosques de *P. nigra* y *P. pinaster* (en su mayoría semi-naturales y plantaciones), cuyo sombrío sotobosque aparece dominado por el matorral calcícola *Artostaphylos uva-ursi*, mientras que las especies del género *Helianthemum*, más xerófilas, constituyen el sotobosque bajo *P. nigra*. Los bosques de *Juniperus sabina* y *J. communis* (ver Fig. 2b), representativos del piso oro-Mediterráneo, presentan sotobosque de *Amelanchier ovalis* y *Ligustrum vulgare* en zonas de grandes afloramientos rocosos y de *Genista scorpius* al pie de las estrificaciones montañosas orientadas al sur (Tejero de la Cuesta 1988). En los enclaves más templados, los bosques de *Q. pyrenaica* van siendo remplazados por los de otra arbórea marcescente, *Q. faginea*.

Finalmente, en los páramos calcáreos, el incremento de la sequía estival determina la presencia de *Q. ilex* subsp. *ballota*, especie esclerófila típica de la región mediterránea que coexiste con *Q. faginea*, más adaptada que la anterior a los suelos calizos, y que en los enclaves más fríos con suelos esqueléticos es reemplazada por masas relictas y poco densas de *J. thurifera*. El sotobosque bajo *Q. ilex* subsp. *ballota* está constituido por especies típicas de suelos calizos, más xerofíticas y termófilas, como *Genista scorpius*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Lavandula latifolia* y *Thymus* sp., mientras bajo *Q. faginea* dominan *Rosa canina*, *Prunus spinosa* y también *G. scorpius*. Los bosques de coníferas consisten en plantaciones de *P. halepensis*, *P. pinea* y *C. sempervirens*, con un sotobosque dominado por especies heliófilas y adaptadas a la sequía estival como *D. pentaphyllum*, *S. rosmarinifolia* y *O. tridentata* (extremo más xérico del DCA1); siendo *O. tridentata* típica de suelos yesosos.

Como era de esperar, dada la amplitud y complejidad del gradiente ambiental estudiado, las curvas de respuesta unimodales fueron las más frecuentes entre las especies modelizadas, tanto en abundancia como en área basimétrica (>80%), lo que sugiere un considerable recambio en la composición florística de los bosques a lo largo del gradiente ambiental 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 y 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

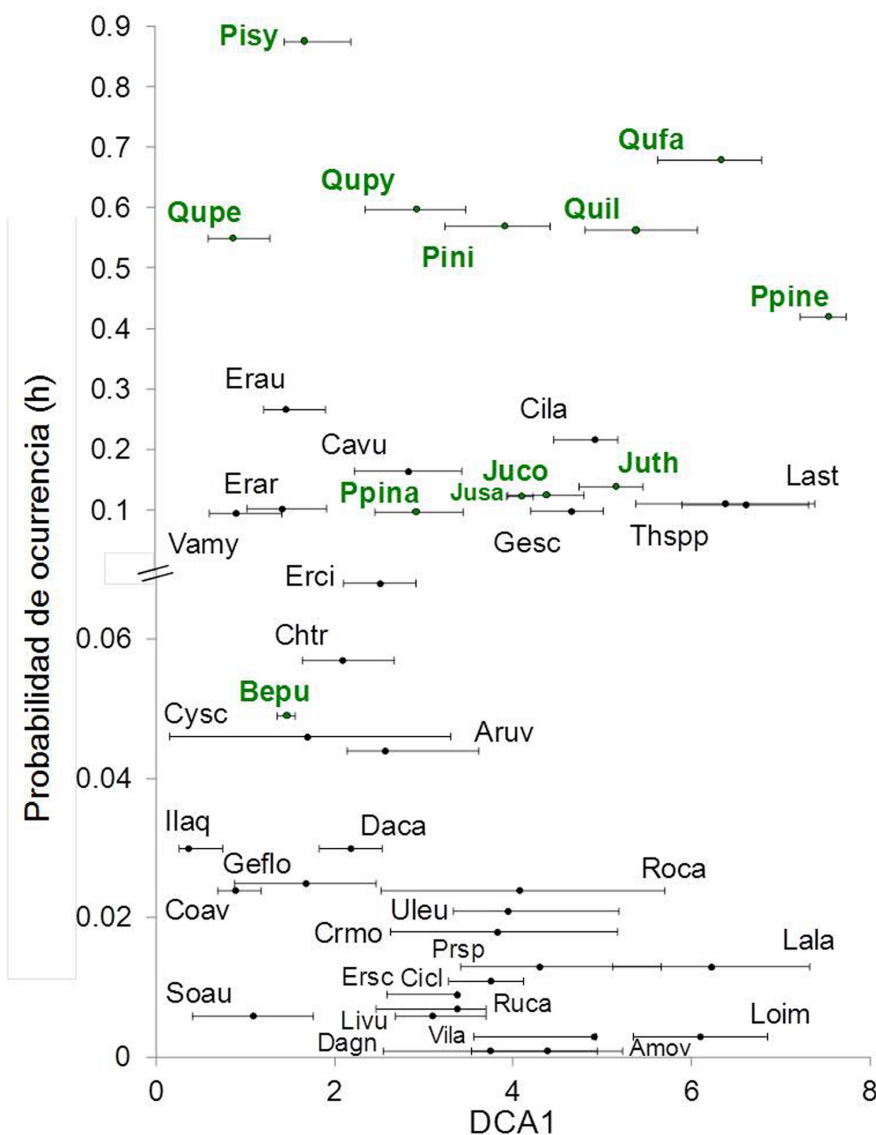


Figura 4. Óptimo (μ , punto negro), amplitud de nicho ($2t$, longitud del segmento) y máxima probabilidad de ocurrencia (h , valor en eje Y) a lo largo de la principal coenocline (DCA1) de las especies con respuesta unimodal. Códigos de las especies en [Tabla 1](#). En verde se representan las especies arbóreas incluidas en la [Figura 4a](#) de [Olthoff et al. \(2016\)](#).

Figure 4. Location of species optima (μ , black dot), niche widths ($2t$, segment length) and predicted maximum probability (h , value in axis Y) relative to DCA1, according to fitting of HOF models (species codes in [Table 1](#)). Tree species also included in [Fig. 4a](#) of [Olthoff et al. \(2016\)](#) are represented in green colour.

las especies de plantas a lo largo de gradientes ambientales amplios 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 *F. sylvatica* y *P. halepensis*, entre los árboles, y para *S. rosmarinifolia*, *D. laureola* y *S. aria*, entre los arbustos.

Al contrario de lo encontrado por otros autores para gradientes ambientales largos ([Rydgren et al. 2003](#)), en nuestro caso predominan las curvas de respuesta unimodal asimétrica frente a las simétricas, sobre todo para los árboles (modelo V vs. modelo IV: 92 vs. 8% para árboles y 85 vs. 15% para arbustos). Sin embargo, pocas especies muestran una asimetría realmente marcada (p.e. *P. sylvestris*, *P. pinea* o *I. aquifolium*) 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 estu-

diado ([ter Braak y Looman 1986](#)); este puede ser el caso de *C. sempervirens*, *H. stoechas* y *D. pentaphyllum* a lo largo del DCA1.

Por otro lado, las diferencias de los modelos que muestran algunas especies arbóreas en función de haber sido calibrados con cobertura o área basal ponen de manifiesto la importancia de la variable utilizada en el análisis del patrón de respuesta individual de las especies, con las implicaciones ecológicas que eso conlleva. Es interesante remarcar, que las curvas de las especies arbóreas obtenidas considerando tanto cobertura como área basimétrica, aunque difieren ligeramente permiten obtener una información complementaria, lo que las convierte en variables muy interesantes para la caracterización de nichos, aunque como ya se ha comentado el uso del área basimétrica aporte una perspectiva más productivista del nicho que la proporcionada por la abundancia (cobertura). En cualquier caso, su uso conjunto puede ayudar a realizar una gestión forestal más acorde con las características de nicho de cada especie.

Características de nicho de las especies

La baja probabilidad de ocurrencia de las especies arbustivas en comparación con las arbóreas puede deberse al muestreo no

tan exhaustivo realizado sobre arbustos durante el tercer inventario forestal (Olthoff 2015). Por otro lado, las especies arbustivas con mayor probabilidad de ocurrencia tienen sus óptimos hacia los extremos del gradiente, al contrario de lo encontrado para las especies arbóreas. Sin embargo, en la parte media del gradiente predominan especies con nichos relativamente amplios. Parece que las especies que ocupan ambientes con fuerte contraste (p.e. *Q. ilex* y *R. canina* en las montañas y páramos calizos, *C. scoparius* en las montañas y páramos detríticos, y *C. vulgaris* como indicadora 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 tienen nichos más amplios (Lawesson y Oksanen 2002).

En particular, el nicho más amplio de *Q. pyrenaica* en comparación con el de *Q. petraea* se puede explicar por diferencias en sus características ecológicas o rasgos inherentes. *Q. petraea* está adaptada a ambientes con recursos abundantes pero tolera mal el estrés ambiental debido a alta radiación incidente, déficit hídrico o perturbaciones sobre la biomasa aérea, mientras que *Q. pyrenaica* presenta rasgos relacionados con la tolerancia al estrés y una estrategia de crecimiento más conservadora que *Q. petraea* (Rodríguez-Calcerrada et al. 2008). Además, *Q. petraea* se encuentra en el norte de la provincia de Palencia en el límite sur de su distribución (Ruiz de la Torre 2002), lo que podría contribuir a su relativamente menor amplitud de nicho dentro del gradiente estudiado. *P. sylvestris* también muestra una amplitud de nicho estrecha posiblemente porque está confinada a las montañas del norte (Ruiz de la Torre 2002).

En el área de estudio, los nichos más estrechos de algunas especies como *J. sabina*, *B. pubescens*, *I. aquifolium* y *C. avellana* se pueden explicar por su alta especialización de hábitat, bien por cuestiones edáficas o topográficas (exposición, pendiente). En particular, especies del género *Juniperus* aparecen en los escarpes rocosos, expuestos y secos de las laderas calcáreas de la Cordillera Cantábrica orientadas al sur, mientras que los bosques de *B. pubescens* ocupan los ambientes húmedos de fondo de los valles de estas montañas. *I. aquifolium* y *C. avellana* aparecen asociados a los bosques atlánticos de las frondosas caducifolias *F. sylvatica*, *Q. petraea* y *B. pubescens* (Olthoff 2015).

No obstante, y aunque no ha sido objeto del presente estudio, es interesante destacar el papel humano, la gestión y la historia de manejo como potenciales modeladores de la distribución pasada y actual de las especies (Corney et al. 2004), por lo que también deberían considerarse las posibles interacciones clima-suelo-manejo para entender el nicho efectivo de las especies. De modo que los nichos aparentemente reducidos que muestran algunas especies en relación con el gradiente climático estudiado podrían deberse no sólo a limitaciones puramente ambientales sino también a la gestión humana del territorio y a su utilización a lo largo del tiempo. Lo mismo ocurriría para especies con grandes amplitudes de nicho asociadas a variabilidad climática, que en realidad podrían haberse visto favorecidas por el hombre dado su valor económico o cultural.

Finalmente, como se esperaba de acuerdo con Thuiller et al. (2004), los nichos de ciertas especies se solapan considerablemente (p.e. *Q. ilex* y *Q. faginea* o *L. latifolia* y *L. stoechas*). Sin embargo, también existe un escaso solapamiento entre muchas especies de árboles y arbustos que indica alta tasa de renovación de especies a lo largo del gradiente atlántico-mediterráneo estudiado. Las relaciones más o menos equilibradas entre numerosas especies, indicando coexistencia (Lawesson y Oksanen 2002), son numerosas (por ejemplo *Q. ilex* y *Q. faginea* o *Thymus* sp. y *L. stoechas* en los páramos calcáreos; *Q. pyrenaica* y *P. nigra* o *Erica* sp. y *C. vulgaris* en los páramos detríticos; y *V. myrtillus* y *E. arborescens* en las montañas).

Conclusiones

El uso combinado de técnicas de ordenación con los modelos HOF de regresión jerarquizada, tomando como base de datos el tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3) para la provincia de Palencia, ha permitido una evaluación objetiva de la abundancia de especies arbóreas y arbustivas a lo largo de gradientes ambientales (gradiente climático norte-sur) en un área de transición atlántico-mediterránea típica del norte peninsular; en particular, ha sido posible asociar especies arbustivas a especies arbóreas y ver asociaciones en gradientes de transición. Asimismo, la metodología empleada puede ser usada para planificar futuras prácticas de gestión, puesto que el análisis de datos de los inventarios forestales 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. En este sentido, las especies con nichos más estrechos (e.g. *J. sabina*, *B. pubescens*, *C. avellana*, *I. aquifolium*) serían las más sensibles a una potencial reducción de su área de distribución ante un contexto de cambio en los usos del suelo y de cambio climático. Finalmente, este estudio proporciona evidencia de la generalidad de las curvas de respuesta unimodal entre las especies leñosas, tanto arbóreas como arbustivas, cuando el gradiente en cuestión 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.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la editora, Paloma Ruiz Benito, y a los dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios que han contribuido a mejorar considerablemente la primera versión del manuscrito. JG Alday se encuentra financiado por el programa Juan de la Cierva-Incorporación (IJCI-2014-21393).

Referencias

- Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N., Csaki, F. (eds.), *Second international symposium on information theory*, pp. 267-281. Akademiai Kiado, Budapest, HU.
- 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.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15:365-377.
- Benito-Garzón, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H. 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11:169-178.
- Benito-Garzón, M., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A. 2013. Inter-specific differences in tree growth and mortality responses to climate determine potential species distribution limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography* 22:1141-1151.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- 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.
- 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.
- 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.

- García-Valdés, R., Zavala, M.A., Araújo, M.B., Purves, D.W. 2013. Chasing a moving target: projecting climate change-induced changes in non-equilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology* 101:441-453.
- Gauch, H.G., Whittaker, R.H. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53:446-51.
- Gordillo, E. 2002. Metodología para la caracterización de la biodiversidad en 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*, pp 37-55. Fundación General Universidad de Valladolid, Valladolid.
- 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., Hédl, 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.
- 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.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- 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.
- 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.
- Murphy, S., Audino, L., Whitacre, J., Eck, J., Wenzel, J., Queenborough, S., Comita, L. 2015. Species associations structured by environment and land-use history promote beta-diversity in a temperate forest. *Ecology* 96:705-715.
- Økland, R.H. 1990. Vegetation ecology: theory methods and applications with reference to Fennoscandia. *Sommerfeltia* Suppl 1:1-233.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, H.M.H., Wagner, H. 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R Packaged version 2.3-2. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>.
- Oksanen, J., Minchin, P.R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling* 157:119-129.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51:933-938.
- Olthoff, A. 2015. *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*. Tesis Doctoral, Universidad de Valladolid, España.
- Olthoff, A., Martínez-Ruiz C., Alday, J.G. 2016. Distribution patterns of forest species along an Atlantic-Mediterranean environmental gradient: an approach from forest inventory data. *Forestry* 89:46-54.
- Onaindia, M., Ametzaga, I., San Sebastián, M., Mitxelena, A., Rodríguez-Loinaz, G., Peña, L., Alday, J.G. 2013. Can understorey native woodland plant species regenerate under exotic pine plantations using natural succession? *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.
- R Development Core Team 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>
- 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. En: Pineda, F.D., de Miguel, J., Casado, M., Montalvo, J. (coords.), *La diversidad biológica de España*, pp. 65-79. Prentice Hall, Madrid.
- Ruiz-Labourdette, D., Nogués-Bravo, D., Sáinz Ollero, H., Schmitz, M., Pineda, F. 2012. Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography* 39:162-176.
- 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. Diversity of Spanish landscape. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 9:109-155.
- San Miguel, A., Roig, S., Cañellas, I. 2004. Fruticicultura. Gestión de arbustos y matorrales. En: Montero, G., Serrada, R. (eds.), *Compendio de Silvicultura Aplicada en España*, pp 1-51. DGCONA, Madrid.
- 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.
- Torras, O., Gil-Tena, A., Saura, S. 2012. Changes in biodiversity indicators in managed and unmanaged forests in NE Spain. *Journal of Forest Research* 17:19-29.
- 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* 18:322-337.
- 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.
- 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.
- 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.

Apéndices

Apéndice 1. Solapamiento mutuo de las curvas de respuesta de parejas de especies de árboles a lo largo de la principal coenoclina (DCA1). Nótese que, por ejemplo, *Quercus pyrenaica* cubre el 100% del área de respuesta de *Pinus pinaster*, mientras que *P. pinaster* tan sólo cubre el 15% del área de respuesta de *Q. pyrenaica* (ver [Tabla 1](#) para las abreviaturas de las especies).

Appendix 1. 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 1](#)).

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

Apéndice 2. Solapamiento mutuo de las curvas de respuesta de parejas de especies de arbustos a lo largo de la principal coenocline (DCA1). Ver explicación en [Apéndice 1](#) (ver [Tabla 1](#) para las abreviaturas de las especies).

Appendix 2. Mutual pair-wise overlap in response range area of the shrub species along the DCA1 coenocline. For explanation see [Appendix 1](#) (abbreviations, see [Table 1](#)).

	Coav	Roca	Erau	Cysc	Crmo	Vamy	Ilaq	Soau	Cavu	Erar	Geflo	Thyspp	Gesc	Chtr	Amov	Aruv	Ruca	Daca	Prsp	Uleu	Livu	Cicl	Erci	Ercs	Dagn	Lala	Hest	last	Dope	Loim	Vila	Media	
Coav		8	5	11	8	15	54	87	3	13	30	0	1	9	5	2	28	8	3	1	6	6	5	34	19	0	0	0	0	0	29	13	
Roca	44		13	39	100	21	39	90	22	21	49	21	45	44	100	70	100	55	100	100	100	100	40	100	100	85	74	20	35	100	100	64	
Erau	76	36		63	44	63	49	81	38	92	90	3	11	97	96	50	97	100	27	21	98	77	88	95	100	8	5	2	2	10	87	57	
Cysc	100	64	37		83	70	100	100	39	69	100	9	29	93	100	79	100	100	68	61	100	100	81	100	100	33	33	7	14	77	100	72	
Crmo	26	61	10	31		14	25	55	16	15	33	13	34	33	100	56	99	42	89	77	100	100	31	98	100	49	46	11	21	100	100	53	
Vamy	100	25	27	51	28		93	100	15	64	96	2	6	47	79	20	82	80	17	10	72	44	34	88	96	5	2	1	1	7	76	46	
Ilaq	78	10	4	16	11	20		98	4	14	34	1	2	11	24	4	39	15	6	2	17	13	7	46	47	2	0	0	0	2	44	19	
Soau	46	9	3	6	9	8	36		3	7	19	0	1	8	4	2	32	10	3	1	7	7	5	39	19	0	0	0	0	0	31	11	
Cavu	53	60	37	65	73	35	42	85		46	79	7	31	99	100	81	100	100	50	54	100	100	100	99	100	16	16	4	7	23	100	62	
Erar	100	28	44	56	32	72	72	100	22		99	2	7	69	73	29	89	100	18	12	80	49	51	95	92	5	2	1	1	5	77	49	
Geflo	86	25	16	31	28	41	66	100	15	38		2	5	44	50	21	80	81	15	9	63	38	36	89	75	3	1	1	0	3	68	38	
Thyspp	5	58	3	16	59	4	7	10	7	4	8		43	12	100	38	40	11	94	79	77	80	8	25	100	100	100	93	100	82	49		
Gesc	5	53	5	21	66	6	8	11	13	6	12	18		17	100	41	61	15	75	75	97	100	13	48	100	34	28	11	16	43	84	39	
Chtr	45	38	30	49	48	34	36	72	32	45	76	4	13		100	49	97	100	32	24	100	85	78	96	100	11	9	2	3	18	95	51	
Amov	0	2	1	1	3	1	1	1	1	1	2	1	1	2		2	4	2	4	3	18	10	1	1	66	4	3	1	1	10	18	6	
Aruv	12	73	19	51	96	17	15	27	31	23	42	14	36	59	100		85	72	94	88	100	100	71	81	100	60	58	13	25	100	89	58	
Ruca	22	14	5	9	23	10	22	47	5	10	22	2	7	16	39	12		27	20	13	78	55	17	89	66	3	0	1	0	1	69	23	
Daca	13	15	10	17	19	18	16	28	10	21	44	1	3	32	30	19	52		10	5	42	25	34	60	57	2	0	0	0	1	44	21	
Prsp	7	39	4	16	57	6	9	13	7	5	11	13	25	14	100	36	55	15		65	91	91	11	39	100	60	54	13	25	100	88	39	
Uleu	3	59	4	22	75	5	5	6	12	5	10	16	38	17	100	49	54	12	97		93	97	13	40	100	72	67	16	29	100	76	43	
Livu	3	9	3	6	15	6	6	6	3	5	11	2	7	10	100	9	50	14	21	14		57	10	39	100	8	5	2	2	14	66	20	
Cicl	5	13	4	8	22	5	7	9	5	5	10	4	11	13	80	13	51	12	30	22	83		10	34	93	7	6	2	2	5	74	22	
Erci	21	30	24	37	38	22	21	42	28	29	53	2	9	68	59	51	90	94	21	16	84	60		88	81	4	1	1	1	3	70	38	
Ercs	24	13	4	8	20	9	22	51	5	9	22	1	5	14	6	10	79	27	13	9	54	33	15		34	1	0	0	0	0	49	18	
Dagn	2	2	1	1	3	2	4	4	1	1	3	1	2	2	80	2	9	4	5	3	21	14	2	5		4	2	1	1	8	27	7	
Lala	1	30	1	7	29	2	2	2	2	1	2	13	10	4	100	20	7	3	55	44	31	20	2	2	78		80	18	35	100	47	25	
Hest	0	23	1	6	23	1	0	0	2	0	0	11	7	3	64	17	0	0	42	35	18	13	0	0	35	69		15	31	100	27	18	
last	1	39	1	9	36	2	2	2	3	1	3	70	18	5	100	25	9	3	66	53	34	25	2	2	81	100	100		86	100	51	34	
Dope	0	36	1	9	34	1	0	0	3	1	1	33	14	4	72	24	1	0	64	50	21	18	1	0	43	98	100	44		100	32	27	
Loim	0	6	0	3	10	0	0	0	1	0	0	2	2	1	40	6	0	0	15	10	9	2	0	0	24	17	20	3	6		3	6	
Vila	10	6	2	4	10	4	11	20	2	4	8	2	4	7	72	5	30	10	14	8	45	35	6	24	86	8	5	2	2	3		15	
Media	30	29	11	22	37	17	26	42	12	19	32	9	14	28	72	28	54	37	39	32	61	52	26	52	76	29	27	10	15	41	63		