

# RESPUESTA MULTIVARIANTE DE COMUNIDADES SUBSERIALES DE MATORRAL A FACTORES CLIMÁTICOS Y EFECTOS EN LA REGENERACIÓN FORESTAL ESPONTÁNEA

JAIME MADRIGAL GONZÁLEZ\*, JOSÉ ANTONIO GARCÍA RODRÍGUEZ\*,  
ROBERTO JULIÁN GONZÁLEZ\*, ÁNGEL PUERTO MARTÍN\*  
& BELÉN FERNÁNDEZ SANTOS\*

## RESUMEN

Se llevó a cabo el análisis del papel que juega el clima sobre los patrones espaciales de composición de especies y diversidad de comunidades leñosas, así como de sus implicaciones en la abundancia de plántulas de regeneración espontánea de roble melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.). El escenario escogido para el desarrollo del estudio fue la Sierra de Francia (Salamanca) a partir de tres localidades representativas por sus importantes diferencias climáticas, tanto desde el punto de vista de los regímenes promedio de precipitaciones como de temperaturas. Los resultados obtenidos pusieron de manifiesto la fuerte relación entre el clima y la vegetación leñosa de estas comunidades subsariales. Las variables más relevantes por su correlación en los análisis multivariantes de ordenación fueron las precipitaciones anuales (primer eje), las precipitaciones del mes más seco del año (segundo eje) y las temperaturas mínimas del mes más frío del año (primer y segundo ejes). Las comunidades eminentemente dominadas por brezo mostraron especial relación con los regímenes de precipitación más elevados. Contrariamente, los enclaves más áridos tendieron a ser ocupados por el escobonar. Los jarales aparecieron situados en los lugares climáticamente intermedios con los registros menores de precipitación del mes más seco donde, además, se observaron los regímenes térmicos más elevados. A su vez, la mayor abundancia de plántulas de regeneración espontánea de roble melojo se situó hacia los lugares con mayores cuantías de precipitación durante el mes más seco del año. Por último, un análisis del reparto de la diversidad regional puso de manifiesto la relevancia de los factores asociados a la escala espacial mayor (clima) en la generación de riqueza, y cómo de forma opuesta, desde el punto de vista de la diversidad (Shannon – Weaver), fueron los factores locales los responsables de la generación de la mayor proporción de la diversidad en conjunto (gamma regional).

**Palabras clave:** Matorral, clima, patrones espaciales, diversidad, regeneración roble melojo, análisis multivariante.

## SUMMARY

It was conducted the analysis of the role that climate plays on woody compositional and diversity spatial patterns and the relationship between climate and the abundance of oak seedlings regenerating spontaneously in these shrubland communities. The area selected for the study was

---

\* Área de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca C.P. 37007 Salamanca

Recibido: 11/09/2006.

Aceptado: 11/09/2006.

the central – west sector of Spanish Sistema Central Mountains (Sierra de Francia – Salamanca province) within an area concerning three climatically contrasted localities. Results showed the close relationship between woody and climate in these shrubland communities. Most important variables due to its highest correlation within the multivariate space were annual precipitations, precipitations of the driest month and the minimum average temperatures of the coldest month. Highest abundances of oak seedlings were found in sites with highest amounts of precipitations during the driest month. Finally, the diversity partitioning analysis showed the importance of regional factors in the generation of richness and the importance of microspatial factors in the generation of diversity (Shannon – Weaver) and dominance (Simpson).

**Key words:** Shrubs, climate, spatial patterns, diversity, oak regeneration, multivariate analysis.

## INTRODUCCIÓN

Si bien, el papel del matorral ha sido tradicionalmente infravalorado y deportado a la consideración de maleza adversa a las pretensiones del manejo humano del ecosistema, hoy podemos entender mejor su importancia respecto a los beneficios que de forma espontánea aporta. Se ha probado en una ingente cantidad de trabajos, tanto de la península ibérica (ZAMORA *et al* 2001; CASTRO *et al* 2004; GÓMEZ-APARICIO *et al* 2004; GÓMEZ-APARICIO *et al* 2005) como de otras latitudes (CALLAWAY 1992; BERKOWITZ *et al* 1995; EGERTON *et al* 2000; HOLL 2002), su importancia para el establecimiento espontáneo de las especies arbóreas de las comunidades forestales potenciales. Además, el matorral, fundamentalmente en zonas áridas, a través de la mejora de las condiciones microambientales que introduce, es especialmente importante en la generación de diversidad e incremento de la biomasa de las comunidades herbáceas (HAASE *et al* 1996; CALLAWAY & PUIGNAIRE 1999; CALLAWAY *et al* 2000; PUIGNAIRE *et al* 2001; PUIGNAIRE & LUQUE 2001).

Las comunidades leñosas que se establecen espontáneamente tras la eliminación del bosque original constituyen las fases intermedias básicas para la regeneración de la comunidad forestal, a pesar de que las dinámicas sucesionales puedan no conducir al punto de partida original (MARGALEF 1991; MITCHEL

*et al* 1997). Estos elementos leñosos, por otro lado, han acaparado la mayor parte de la responsabilidad en la fisonomía de las zonas marginales que, tras el abandono de las actividades humanas, constituyen una importante fuente de la biodiversidad actual de los ecosistemas mediterráneos de la Península Ibérica (GARCÍA-ANTÓN *et al* 2002) y la base de su futura restauración hacia los estadios forestales maduros. De este modo, parece especialmente relevante conocer los principales factores que afectan y controlan los flujos de energía y la estructura en ellas, así como las dinámicas de cambio operantes en función del transcurso de la sucesión.

Uno de los principales objetivos planteados tradicionalmente en la ecología vegetal ha sido el conocimiento de la respuesta conjunta de las comunidades de plantas a los factores ambientales, así como el control que estos ejercen sobre la estructura de las mismas (BRAUN-BLANQUET 1979; LOOMAN 1983; RIVAS MARTÍNEZ 1987; WOODWARD 1987; GRACE 1987; SHAO & HALPIN 1995; HONG QIAN *et al* 2003; RETUERTO & CARBALLEIRA 2004). En este sentido, tanto desde la perspectiva espacial más reducida (microhabitat) como de aquella más amplia (macrohabitat), los investigadores de la vegetación han tratado de establecer los pilares elementales para la comprensión e interpretación de esta relación comunidades vegetales – factores ambientales. Dos grandes escuelas han sido el referente teórico de los conceptos generales de

*continuo* y *discontinuo* para reconocer la naturaleza individualizada o conjunta de los cambios expresados en las comunidades a partir de los cambios ambientales. Aún aceptando la dialéctica del continuo individual (GLEASON 1934) de respuesta de la especie a los factores ambientales, entre los que es necesario incluir también el efecto de las propias especies acompañantes (WHITTAKER 1967), es inevitable en muchas ocasiones la utilización de las comunidades conjuntamente en la interpretación de los patrones espaciales como si de entidades discretas se tratara (AUSTIN 2005). Así, no es extraño, a la hora de describir los patrones espaciales de respuesta de la vegetación, incurrir en la utilización de la asociación vegetal como entidad individual con respecto a los cambios ambientales. Por ello es que en muchas ocasiones se habla de brezales, escobonares o jarales, tratando de conceptualizar la comunidad a través de sus especies dominantes. En nuestro trabajo hemos tratado de hablar de comunidades a partir de las especies dominantes, sin supervalorar la respuesta de las especies con carácter esporádico en las interpretaciones. La respuesta global de las especies a los cambios ambientales se ha resumido en los factores de variación principales dentro de los cuales la variabilidad individualizada de las especies se unifica en la entidad mayor que supone la comunidad, cuya respuesta se hace patente en factores complejos de variación determinados por estas respuestas individualizadas pero relativamente convergentes. Es como buscar la proporción de variabilidad que un mismo factor determina de la misma manera sobre diferentes taxones. Nuestro trabajo trató de buscar, de esta manera, el efecto de los factores climáticos sobre las comunidades fruticasas de sustitución del melojar, así como de la propia respuesta de los plantones de regeneración espontánea del mismo. Además hemos tratado de entender el papel de dichas respuestas a los factores climáticos desde el prisma de la estructura de las comunidades y la relevancia de los mismos dentro de un conjunto espacial jerarquizado de escalas que operan simultáneamente sobre ella. El papel del clima será abordado globalmente como un factor especialmente impor-

tante que influye sobre las comunidades leñosas (GAVILÁN & FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ 1997; GAVILÁN *et al* 1998; RETUERTO & CARBALLEIRA 2004) a través de las variables más relevantes o explicativas sobre los patrones espaciales de composición y diversidad.

El objetivo principal, por tanto, pasa por reconocer el papel de las variables climáticas más importantes sobre la composición y la estructura de las comunidades de matorral a través de su participación particular en el espacio multivariante que define su nicho complejo y completo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la vertiente norte del sector más occidental del Sistema Central español, en la conocida como Sierra de Francia (provincia de Salamanca). Allí es posible reconocer un interesante contraste climático entre diferentes orientaciones y altitudes en el tránsito del piso mesomediterráneo al supramediterráneo (RIVAS MARTÍNEZ 1985), de forma que localidades como Sotoserrano (serie potencial de vegetación *Arbuto - Querceto pyrenaicae* Sygmetum piso mesomediterráneo), situadas en las cotas más bajas en el valle del río Alagón (500 m.s.n.m.; Cuenca hidrográfica del Tajo) presentan los regímenes térmicos más elevados y una importante aridez establecida en los meses más secos del año (Julio y Agosto). Por su parte, localidades como La Alberca (serie potencial de vegetación *Holco molli-Querceto pyrenaicae* Sygmetum piso meso-suprasediterráneo), a mayor altitud (1.000-1.100 m.s.n.m.) hacen ostentación de una influencia mucho más oceánica en la cual los regímenes térmicos son más temperados y sobre todo se experimenta un importante incremento en la cuantía de las precipitaciones, tanto anuales como del mes más seco del año. Finalmente, localidades como Serradilla del Llano (serie de vegetación potencial *Genisto falcatae-Querceto pyrenaicae* Sygmetum piso suprasediterráneo; 700-800 m.s.n.m.)

presentan unas condiciones más continentales, en cierta medida debidas a su situación en la sombra de lluvias de la sierra de Francia y la Sierra de la Canchera, que da lugar a los registros pluviométricos más bajos y a contrastes térmicos importantes.

Hablamos en general de suelos pobres (Cambisoles dístricos) en los que resultan considerables las fracciones texturales gruesas y una tendencia común a pH ácidos (ANTA-FERRERO *et al* 1988).

El manejo humano del terreno desarrollado tradicionalmente en estas zonas ha pasado del cultivo de cereal (trigo y centeno) en los años cuarenta, al abandono y el pastoreo a partir de los años setenta. Además, hay que incluir como factores fuertemente condicionantes en estas comunidades, el fuego y el desbroce para plantación de especies arbóreas de producción, como eucaliptos y pinos. De este modo nos encontramos ante etapas de sustitución de las series potenciales del roble melojo establecidas tras el fuego dominadas por especies fruticasas entre las que podemos encontrar, además, ejemplares adultos de roble melojo salpicados por el paisaje en las proximidades, y dentro de algunas de las comunidades muestreadas, plantones regenerando de forma espontánea a pesar de la presión de herbivorismo ejercida por una cabaña ganadera en aumento favorecida por las subvenciones de la Política Agraria Comunitaria (PAC).

### Recogida de datos y análisis estadísticos

La recogida de datos de abundancia de especies leñosas se llevó a cabo según un muestreo de tipo anidado a partir del cual se fueron integrando los sucesivos niveles espaciales considerados hasta llegar al nivel regional (HENDERSON 2006). De este modo, el nivel básico se identificó con muestras circulares de diez metros de radio en las cuales se cuantificó la abundancia de especies leñosas en forma de porcentaje de cobertura visual. El siguiente nivel reunía ocho muestras tomadas en una superficie de una hectá-

rea (aproximadamente), representativas en conjunto de una comunidad homogénea de matorral. Por encima de éste se situó el nivel de la localidad, constituida por tres comunidades homogéneas de matorral seleccionadas aleatoriamente dentro de unos límites espaciales máximos de 4 km., entre las cuales la variabilidad climática era relativamente reducida o prácticamente inexistente, tratando así de incluir en el estudio la variedad de comunidades de matorral existentes. El último nivel espacial lo constituyó la región completa o espacio comprendido por las tres localidades consideradas (40 km. este-oeste).

La estima de edad del matorral en cada parcela se calculó a partir del conteo de anillos de crecimiento de troncos cortados hacia la base de las plantas aparentemente más viejas (sin incluir el lignotuber). Se tomaron dos replicas por cada una de las cinco plantas seleccionadas por parcela, tratando siempre de que ambas constituyesen las guías principales. Posteriormente, la base cortada fue lijada y observada a través de la lupa. Así, el dato de edad para cada parcela resulta del promedio de añillos de crecimiento de las cinco plantas seleccionadas para cada una. La edad mínima encontrada es de 10 añillos (Localidad de La Alberca – tallo de *Erica australis*) y la máxima de 20 añillos (Localidad de Serradilla – tallo de *Cytisus striatus*). La media de edad para cada localidad es de 12 para Sotoserrano, 14 para La Alberca y 15 para Serradilla.

Con este diseño de recogida de datos pudimos contemplar al mismo tiempo los rangos de variabilidad ambiental asociados a las diferentes escalas espaciales como integrantes del complejo ambiental multivariante.

Los datos climáticos fueron obtenidos a partir del Atlas Climático digital de la península ibérica (NINYEROLA *et al* 2005) y adaptados en forma de variables climáticas e índices climáticos concretos siguiendo las indicaciones de la bibliografía existente más próxima al área de estudio (CABEZAS & ESCUDERO 1992; GAVILÁN & FERNÁNDEZ-GON-

ZÁLEZ 1997; GAVILÁN *et al* 1998; RETUERTO & CARBALLEIRA 2004). Un total de 7 variables climáticas fueron consideradas en principio (ver Tabla 1) e incluidas en los análisis de forma automática por el programa informático.

Abreviatura	Nombre	Formula (índices climáticos)
Emb	Índice ombrotérmico de Emberger	$Emb = 100P/M2 - m^2$
Qe	Índice bioclimático de Baudiere	$Qe = 100 \times Rs / [(Mtw + mtc)(Mtw - mtc)]$
Tminmf	Temperatura mínima promedio del mes más frío del año	
Precms	Precipitaciones del mes más seco del año	
Prec	Precipitaciones promedio anuales	
DTRCM	Índice de amplitud térmica	$DTRCM = (Tmaxmf - Tminmf)$
Tminmf*Qe	Variable de estrés climático	$Tminmf * Qe$

**Tabla 1.** Descripción de variables climáticas propuestas para llevar a cabo el estudio [Leyenda índice Emberger (Emb): P – Precipitación anual promedio, M<sup>2</sup> – temperatura promedio de máximas del mes más cálido; m<sup>2</sup> – temperatura promedio de mínimas del mes más frío. Leyenda índice Baudiere (Qe): Rs – precipitaciones de verano; Mtw – temperatura promedio de máximas del mes más cálido; mtc – temperatura promedio de mínimas del mes más frío. Leyenda índice de amplitud térmica (DTRCM): Tmaxmf – temperaturas máximas del mes más frío del año; Tminmf – Temperaturas mínimas del mes más frío del año].

**Table 1.** Description of climatic variables selected for the study. [Emberger index (Emb): P – annual average rainfall, M2 – Maximum average temperature of warmest month; m2 – Minimum average temperature of warmest month. Baudiere index (Qe): Rs – summer rainfall; Mtw – Maximum average temperature of warmest month; mtc – Minimum average temperature of coldest month. Temperature amplitude index (DTRCM): Tmaxmf – Maximum average temperature of coldest month; Tminmf – Minimum average temperature of coldest month].

Los datos de abundancia de especies leñosas y variables climáticas fueron analizados a través de métodos estadísticos multivariantes (CA – análisis de Correspondencias y CCA – análisis de Correspondencias Canónicas) (LEPS & SMILAUER 2003). Con ello pudimos aproxi-

marnos a los modelos espaciales multivariantes más representativos asociados a los principales gradientes de variación en la distribución de leñosas, obteniendo al mismo tiempo una aproximación real de relación entre éstas y variables ambientales concretas (en este caso de tipo climático) (JONGMAN *et al* 1987; TEER BRACK & PRENTICE *eds.* 1988). Por su parte, la relación entre la abundancia de plantas de regeneración espontánea de roble melojo, medida como porcentaje de cobertura en las unidades circulares de muestreo de leñosas, y variables climáticas fue puesta de manifiesto a través de un modelo elaborado con el método estadístico GAM (Generalized Additive Methods) dentro del espacio multivariante general de distribución de leñosas. Este tipo de métodos multivariantes permite la aproximación al análisis de la relación entre una variable dependiente (abundancia de plántulas de roble melojo) y varias independientes evitando problemas de colinealidad entre variables (GRAHAM 2003) y permitiendo utilizar distribuciones de datos no paramétricas (LEPS & SMILAUER 2003), que suelen ser las típicas en organismos viviendo en condiciones naturales.

Los datos de diversidad fueron calculados a partir de los tres índices más universales: SHANNON – WEAVER (1949), dominancia de Simpson (SIMPSON 1969) y riqueza de especies (número de especies). Con ellos se elaboró un modelo del reparto de la diversidad siguiendo las indicaciones de LANDE (1996) que lleva a cabo la descomposición de la gamma regional (diversidad total en el nivel más amplio) en sucesivas alfas y betas correspondientes a los niveles espaciales considerados según la expresión matemática:

$$\gamma = \bar{\alpha}_1 + \beta_1 + \beta_2 + \dots + \beta_a$$

Donde:

$\gamma$  – diversidad regional en conjunto o gamma regional

$\bar{\alpha}_1$  – alfa correspondiente al nivel espacial 1 (nivel más bajo)

$\beta_1$  – beta asociada al nivel espacial 1 (así sucesivamente para el resto de niveles)

Cada alfa diversidad ha de calcularse como un promedio de las alfas particulares del nivel espacial en que nos encontremos. No obstante, el promediado no se establece en los términos convencionales sino a través del peso relativo de la abundancia de cada unidad en el conjunto completo de ese mismo nivel espacial.

$$\bar{\alpha} = \sum D_i ; \quad \text{siendo } D_i = \alpha_i * Q_i$$

$\alpha_i$  – diversidad de cada unidad  $i$  dentro de un nivel espacial considerado.

$Q_i$  – peso relativo de la unidad  $i$  en el conjunto de todas las unidades que forman cada nivel espacial. Se calcula como:

$$Q_i = (\text{Abundancia de la unidad } i) / (\text{Abundancia total})$$

Para el cálculo de las diversidades beta, la relación aditiva propuesta por Lande (1996) asume que

$$\beta_1 = \bar{\alpha}_2 - \bar{\alpha}_1$$

es decir, la heterogeneidad de cada nivel espacial se calcula como la alfa del nivel espacial superior menos la alfa del nivel espacial en el que nos encontramos. De este modo esta heterogeneidad puede interpretarse, bien como la heterogeneidad entre unidades del nivel espacial en el que nos encontremos o bien como la heterogeneidad interna inherente al nivel espacial inmediatamente superior.

El escalado espacial que planificamos en el estudio partió del nivel de las unidades de muestreo como nivel básico, lo que puede ser útil para incluir la heterogeneidad inherente al nivel de la comunidad dentro del conjunto espacial completo (HENDERSON 2006), permitiendo así compararlo con el resto de valores de heterogeneidad introducidos por los factores locales o regionales. El siguiente nivel espacial considerado fue naturalmente el de la comunidad, el cual estaba representado por la suma de las ocho unidades de muestreo para cada parcela seleccionada, y que por su parte ha de asociarse a un conjunto ambiental y espacial más o menos homogéneo (nivel alfa tradicional). El siguiente nivel los constituyó la suma de las tres comunidades seleccionadas en cada localidad,

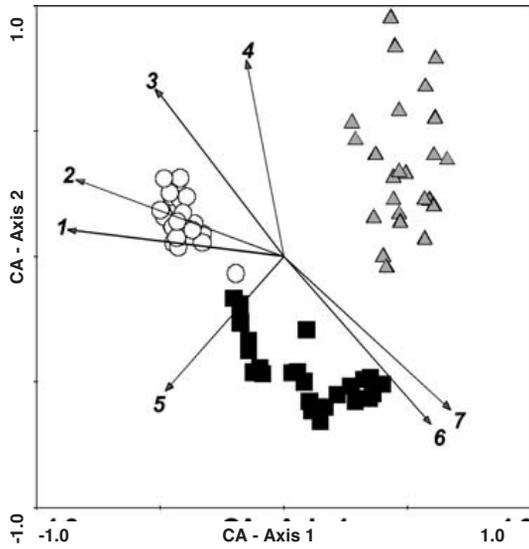
que presumiblemente se consideró climáticamente homogénea. Por último, la suma de las tres localidades integró el último de los niveles espaciales o nivel regional (gamma tradicional).

A través de este procedimiento pudimos acceder al conocimiento del reparto espacial de la diversidad, o lo que es lo mismo, a comprobar cuanta diversidad aporta cada nivel espacial y consecuentemente los factores ambientales responsables en cada uno de ellos.

## RESULTADOS

### Patrones espaciales de las comunidades leñosas

La Figura 1 muestra el diagrama de ordenación elaborado a partir de los ejes principales de un análisis de correspondencias (CA) en el que han sido incluidas las variables estadísticamente más significativas del análisis de correspondencias canónicas (CCA). Ambos análisis ofrecen una ordenación semejante de especies y comunidades, lo que hace reconocer la validez de las variables ambientales utilizadas (LEPS & SMILAUER 2003). El hecho de llevar a cabo la representación de las variables ambientales dentro del conjunto multivariante elaborado a partir de la inercia total (CA) permite mostrar una aproximación más realista del papel de las mismas dentro del conjunto de la variabilidad total analizada. Los factores más importantes por su mayor relación con el primer eje de la ordenación fueron el régimen de precipitaciones anuales promedio (*Prec*;  $r = -0.885$ ;  $p < 0.01$ ) y el índice ombrotérmico de Emberger (*Emb*;  $r = -0.860$ ;  $p < 0.01$ ). Para el caso del segundo eje, representante del segundo gradiente complejo principal en la región, las variables más correlacionadas resultaron ser las precipitaciones del mes más seco del año (*Precms*;  $r = 0.768$ ;  $p < 0.01$ ) y también, aunque en menor medida, el índice de Baudiere (*Qe*). La variable térmica y la variable de estrés climático aparecieron correlacionadas aparentemente de forma equitativa entre el primer y segundo ejes (temperatura media de mínimas del mes más frío del año – *Tminmf*;  $r = -0.641$  (eje I)  $r = 0.621$  (Eje I);  $p < 0.01$ ).



**Figura 1.** Diagrama de Ordenación (Eje1-Eje2) elaborado con Análisis de Correspondencias (CA) en el cual se han incluido las variables climáticas más significativas del Análisis de Correspondencias Canónicas (test de Monte-Carlo 499 permutaciones). (1) Prec – precipitación total anual; (2) Emb – índice ombrotérmico de Emberger; (3) Qe – índice bioclimático de Baudiere; (4) Precms – régimen de precipitaciones del mes más seco; (5) DTCRM – amplitud térmica; (6) Tminmf – temperatura media de mínimas del mes más frío; (7) Tmin\*Qe – variable de interacción entre temperaturas mínimas e índice bioclimático de Baudiere (interpretada como estrés climático); los valores mayores apuntarían a las situaciones menores de estrés). Triángulos grises – muestras de Serradilla del Llano; Cuadrados negros – muestras de Sotoserrano; Círculos blancos – muestras de La Alberca.

**Figure 1.** Diagrama de Ordenación (Eje1-Eje2) elaborado con Análisis de Correspondencias (CA) en el cual se han incluido las variables climáticas más significativas del Análisis de Correspondencias Canónicas (test de Monte-Carlo 499 permutaciones). (1) Prec – precipitación total anual; (2) Emb – índice ombrotérmico de Emberger; (3) Qe – índice bioclimático de Baudiere; (4) Precms – régimen de precipitaciones del mes más seco; (5) DTCRM – amplitud térmica; (6) Tminmf – temperatura media de mínimas del mes más frío; (7) Tmin\*Qe – variable de interacción entre temperaturas mínimas e índice bioclimático de Baudiere (interpretada como estrés climático); los valores mayores apuntarían a las situaciones menores de estrés). Triángulos grises – muestras de Serradilla del Llano; Cuadrados negros – muestras de Sotoserrano; Círculos blancos – muestras de La Alberca.

La Figura 2 ofrece una perspectiva más botánica, mostrando la localización espacial de las especies de la que se puede deducir un solapamiento de las zonas globalmente más áridas con las formaciones de escobas y curiosamente con la presencia de plantas de encina (*Quercus illex* ssp *ballota*) de regeneración espontánea. Estos lugares, en los cuales domina la escoba

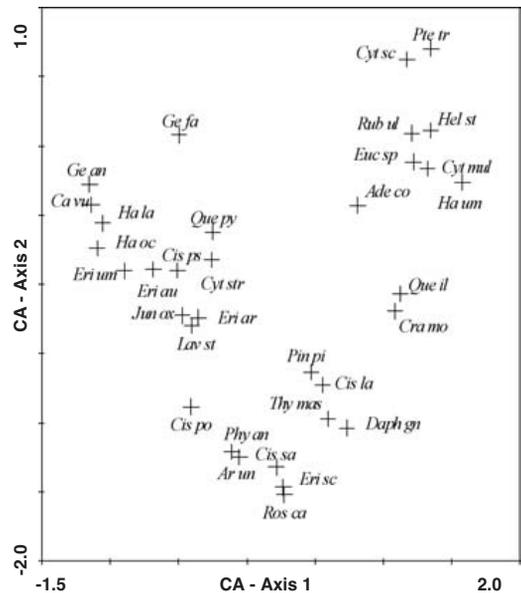
Información de las variables ambientales en el CCA			
Variabes significativas	Lambda	p-valor	F
Emb	0.58	0.002	15.47
Qe	0.43	0.002	14.35
Tminmf	0.16	0.002	5.20
Precms	0.12	0.002	4.28
Prec	0.16	0.002	6.18
DTCRM	0.09	0.002	3.62
Tminmf*Qe	0.08	0.002	3.51

**Tabla 2.** Información estadística de las variables significativas incluidas en el modelo multivariante elaborado con CCA (Análisis de Correspondencias Canónicas).

Emb – Índice ombroclimático de Emberger; Qe – Índice bioclimático de Baudiere; TminmfP – Temperatura mínima promedio del mes más frío; Precms – Precipitaciones del mes más seco del año; Prec – Precipitaciones totales anuales; DTCRM – Amplitud térmica; Tminmf\*Qe – Variable de estrés climático.

**Table 2.** Statistical information of climatic variables including in the CCA model (Canonical Correspondance Analysis).

Emb – Ombroclimatic index of Emberger; Qe – Bioclimatic index of Baudiere; TminmfP – Minimum average temperature of the coldest month; Precms – Rainfall of the driest month; Prec – Total annual rainfall; DTCRM – Temperature amplitude; Tminmf\*Qe – Climatic stress variable.



**Figura 2.** Diagrama de Ordenación elaborado con Análisis de Correspondencias para las muestras de vegetación leñosa (idem. Figura1). Leyenda de especies (ANEXO I).

**Figure 2.** Ordination Diagram elaborated using Correspondance Analysis with samples of woody vegetation (Idem. Figure1). Species names (ANEXO I).

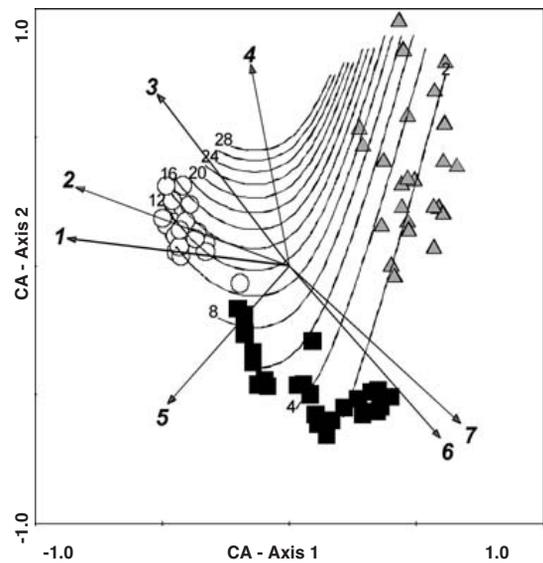
blanca (*Cytisus multiflorus*), son los característicos de cuantías de precipitación inferiores. Los espacios de cualidades climáticas más propias de sectores más mediterráneos parecen acoger a las formaciones de jaral y jaral-breza, con elementos como el madroño (*Arbutus unedo*). En ellos dominaba la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) junto a especies termófilas como *Phyllirea angustifolia* o *Daphne gnidium*. Las comunidades más típicamente oceánicas fueron, como era de esperar, aquellas dominadas por los brezos como *Erica australis*, *Calluna vulgaris* y *Erica umbellata*. Otras especies con carácter atlántico tendieron a aparecer en estos lugares, como *Genista anglica* y la especie arbórea caducifolia (*Quercus pyrenaica*).

### Clima y regeneración de roble melojo

Para conocer la respuesta particular de los plantones de regeneración espontánea de roble melojo a las variables climáticas se elaboró un modelo espacial a partir de sus valores de abundancia. El método utilizado fue el GAM (Generalized Additive Methods; Opciones: Poisson Distribution using maximum value) como ya se ha mencionado en el apartado anterior de metodología, cuyos resultados fueron altamente significativos ( $p < 0.0001$ ;  $F = 10.06$ ). Como se pone de manifiesto en la Figura 3, las isoclinas de abundancia de los plantones de roble adquirieron una conformación espacial que marcaba fielmente la tendencia de incremento hacia los valores crecientes de la variable *Precms* o lo que es lo mismo, pareció establecerse una correspondencia positiva entre la mayor disponibilidad hídrica del mes más seco del año con respecto a la mayor abundancia de plantones de roble en estas comunidades subseriales de matorral. Esta es la variable climática determinante respecto a las demás en la regeneración espontánea de los robles facilitada por el matorral.

### Reparto de la diversidad regional

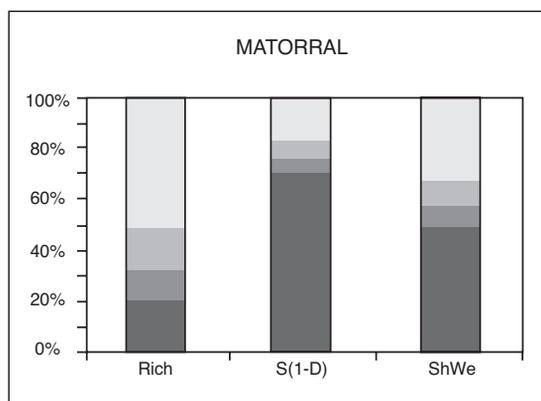
Dentro del conjunto espacial considerado, los resultados apuntaron hacia tendencias contra-



**Figura 3.** Modelo de distribución espacial de la abundancia de *Quercus pyrenaica* en el Diagrama de Ordenación elaborado con Análisis de Correspondencias. Las isoclinas representan gráficamente las variaciones estadísticamente significativas de la abundancia sobre el plano descrito por los dos primeros ejes de la ordenación (leyenda ídem. Figura1).

**Figure 3.** Abundance distribution spatial model of *Quercus pyrenaica* within the Ordination Diagram elaborated with Correspondence Analysis. Isoclines represent graphically, statistical significant variations of abundance on the bidimensional space described by two principal axes of the ordination (legend ídem. Figure1).

rias entre riqueza y diversidad (Figura 4). De otro lado, los resultados para la dominancia ofrecieron repartos espaciales análogos a la diversidad, aunque más marcados. Los factores ambientales más influyentes en la generación de riqueza fueron aquellos vinculados a las escalas espaciales mayores, sobre todo a la regional, en la que operaban presumiblemente de forma más conspicua los factores climáticos. Ellos, de acuerdo a su efecto sobre los patrones de composición de especies, parecen los responsables de provocar el recambio de especies más importante dentro del ámbito espacial considerado (50% de la riqueza total). Por su parte, las escalas espaciales inferiores, y consecuentemente los factores ambientales ligados a ellas, aportaron valores de riqueza mucho menos importantes (20% de la riqueza total). En el caso de la diversidad, que modula la abundancia de individuos con su reparto entre las especies y que es una medida cuanti-



**Figura 4.** Modelo gráfico de representación proporcional de la descomposición espacial de la diversidad gamma regional. Rich – Riqueza específica (número de especies); S (1-D) – índice inverso de Simpson; ShWe – índice de Shannon-Weaver.

**Figure 4.** Graphic model of diversity and species richness partitioning. Rich – Specie richness (number of species); S (1-D) – Simpson inverse index; ShWe – Shannon-Weaver index of diversity.

tativa del desarrollo estructural de la comunidad, los valores mayores fueron introducidos por la escala inferior (la unidad de muestra) con algo más de un 50% del total regional, mientras la escala superior contribuyó únicamente con un 30%. La dominancia, asimismo, estuvo mayoritariamente influida por la escala inferior, la cual aportó hasta un 70% de la dominancia total.

## DISCUSIÓN

### Clima y patrones espaciales de especies leñosas

Uno de los aspectos más conspicuos del clima mediterráneo está relacionado con la distribución mayoritaria de las precipitaciones durante el largo periodo invernal siendo muy escasas en el periodo estival (ARCHIBOLD 1995; WALTER 2002). Este hecho ha conducido a las especies mediterráneas a la adaptación ante las condiciones de estrés hídrico estivales, las cuales implican severas limitaciones al establecimiento y crecimiento (DI CASTRI *et al eds.* 1981; VALLADARES *ed.* 2004). No obstante, el clima mediterráneo generalizado de la Península Ibérica presenta una gran variabilidad estructu-

rada dentro de pisos climáticos y series de humedad (RIVAS-MARTÍNEZ 1985) dada la abrupta orografía del territorio y la tendencia latitudinal a la transición hacia el clima templado húmedo del sector norte peninsular (RIVAS-MARTÍNEZ 1987). Ello ha determinado que, no solo la disponibilidad hídrica forme parte fundamental como factor decisivo en la distribución de las especies, sino también otros aspectos climáticos como las temperaturas. De entre ellos, se ha constatado el efecto de las temperaturas mínimas como un agente especialmente influyente sobre la distribución de las especies en zonas próximas a nuestra área de estudio (GAVILÁN *et al* 1998; RETUERTO & CARBALLEIRA 2004) pero también en otros lugares del planeta (JANE & GREEN 1984; JEFFRE & JEFFRE 1994; HONG QIAN *et al* 2003). Los efectos de las bajas temperaturas sobre la fisiología vegetal han sido puestos de manifiesto por autores como WOODWARD (1987) o JONES (1992) en términos de daños directos e indirectos sobre los tejidos vegetales.

Con todo ello, es posible entender la estrecha relación de los patrones espaciales regionales de las comunidades vegetales con los factores climáticos y el consecuente recambio de éstas que se experimenta. En el extremo más seco del gradiente (Serradilla del Llano) encontramos aquellas comunidades eminentemente dominadas por la escoba blanca (*Cytisus multiflorus*), poniendo de manifiesto la cierta ventaja competitiva de la estrategia leguminosa a las condiciones adversas en estas comunidades subseriales empobrecidas. De forma contraria, el extremo más húmedo del gradiente regional tiende a ser ocupado por el brezal, fundamentalmente de *Erica australis*, junto a otras ericáceas como *Erica umbellata* o *Calluna vulgaris* claramente asociadas a las condiciones de oceanidad (RIVAS-MARTÍNEZ 1979). Por su parte, el jaral y jaral-brezal-madroñal aparecen en el ámbito de las condiciones más xéricas mediterráneas como representantes de las estrategias malacófila (jara) y esclerófila (madroño), características de la adaptación, en este caso, al periodo de aridez estival más marcado (RIVAS-MARTÍNEZ 1979; TERRADAS 2001; WALTER 2002).

En el caso concreto de los resultados obtenidos para las temperaturas mínimas, es importante poner de manifiesto que los jarales son los representantes de los lugares con registros térmicos más altos y los brezales, por el contrario, los característicos de los enclaves más fríos. Así, la estrategia del brezal, con sus hojas pequeñas, resistentes y casi aciculiformes, parecen surgir como adaptación al frío mientras las hojas anchas en el jaral lo hacen para lo contrario, las temperaturas más elevadas y el estrés hídrico estival.

Diferentes estrategias adaptativas en relación con los factores climáticos más relevantes extraídos por el modelo factorial -régimen promedio de precipitaciones anuales y régimen promedio de precipitaciones del mes más seco del año- parecen estar condicionando la distribución regional de las especies y de este modo la composición específica de las comunidades de las que forman parte.

### **Patrones espaciales de regeneración del roble melojo en relación con el clima**

Muchos trabajos han tratado de poner de manifiesto el efecto positivo que las especies de matorral ofrecen para el establecimiento y desarrollo de plántulas de especies arbóreas (BERKOWITZ *et al* 1995; CASTRO *et al* 2004; PEÑUELAS & ESTIARTE 2005; GÓMEZ-APARICIO *et al* 2005). Del mismo modo, se ha escrito abundantemente acerca de las relaciones entre las estrategias adaptativas y los rigores impuestos por la aridez climática estival en los ecosistemas mediterráneos (DI CASTRI *et al eds.* 1981; TERRADAS 2001; WALTER 2002; VALLADARES *ed.* 2004). MEDIAVILLA & ESCUDERO (2004) comprobaron cómo la estrategia de los plántulas de las especies *Quercus faginea* Lam. y *Quercus illex* L. constituía una respuesta casi «suicida» en cuanto al uso del agua en la medida en que estas especies no hacían uso de las estrategias adaptativas de control y eficiencia que se encuentra en las plantas adultas (esclerofilia en el caso de la encina), optando por una

toma indiscriminada del recurso hídrico para conseguir alcanzar cuanto antes las reservas profundas de agua que les permitan sobrevivir, escapando a la competencia de las herbáceas en los centímetros superiores del suelo. Del mismo modo podría suceder con el roble melojo, al menos en los márgenes climáticos más áridos de su nicho geográfico, ante la evidencia de los resultados obtenidos en este trabajo, que indican un incremento de la abundancia plántulas de regeneración espontánea con el incremento de precipitaciones, en concreto con aquellas del mes más seco del año. La estrategia en cuanto al uso del agua de las plántulas de roble melojo estaría más asegurada en las zonas con mayor disponibilidad hídrica durante la época seca, condición al parecer mejorada a la sombra del matorral, al menos a la vista de otros trabajos como (GÓMEZ-APARICIO *et al* 2004), por lo que su eliminación podría suponer reducir la posibilidad de recuperación natural no manejada de los bosques. Es necesario tener en cuenta que en las tres localidades muestreadas existe regeneración espontánea de roble melojo, que las tres presentan en las proximidades ejemplares adultos que pueden actuar como fuentes de dispersión de semillas y que hablamos en los tres casos de comunidades pertenecientes a series potenciales de vegetación forestales dominadas por roble melojo. Todo ello parece indicar que el efecto climático en la regeneración espontánea podría adquirir una importancia muy relevante a la hora entender el área de distribución potencial de la especie y aquella relacionada con el proceso de regeneración, el cual podría determinar modificaciones hacia patrones reales respecto de los potenciales a tener en cuenta a la hora de la recuperación de los espacios naturales que hayan sufrido algún tipo de perturbación, como el fuego.

### **Efectos del clima en los patrones espaciales de diversidad de las leñosas**

Los modelos de análisis del reparto de la diversidad regional han posibilitado, en pri-

mer lugar, poder enfrentar diversidades alfa (dentro) y beta (entre) dado que ambas son calculadas en las mismas unidades (LANDE 1996). En segundo lugar, han permitido llevar a cabo la desintegración de la escala espacial regional en las subescalas espaciales constituyentes para conocer el aporte de cada nivel. A partir de ello es posible acometer de nuevo el problema del control espacial de la diversidad planteado hace tiempo en torno a la discusión: factores regionales vs. factores locales. HUSTON (1999) habla, entre otros, de procesos en relación con la competencia como responsable del control de la diversidad local (diversidad de la comunidad) y procesos en relación a la capacidad de dispersión como responsables del control de la diversidad regionalmente (diversidad de la región). Una impronta fuerte del nivel básico en la diversidad implica de este modo, que es posible que exista una importante estabilización de la estructura de la comunidad debido a la competencia y que, evidentemente, los procesos regionales, como la dispersión, son poco trascendentes para el número de especies de la misma. Así, la heterogeneidad climática parece estar fijando fuertemente el recambio de especies de una localidad a otra, de modo que, dentro de cada una, la estructura de las comunidades quedará fijada internamente. La heterogeneidad vegetal regional inducida por el clima estará limitada por la competencia que fija la estructura básica en estas comunidades de matorral.

Desde la perspectiva de la conservación, será importante tener en cuenta que una amplia región, o al menos una alta heterogeneidad climática, condicionará una gran proporción del número de especies total (riqueza) y que, por su parte, la competencia será responsable de estructurar dichas especies o, dicho de otro modo, de la diversidad de estas comunidades. Por ello, una optimización del espacio mínimo en favor de un incremento del ámbito regional con posibilidades de interconexión puede contribuir a reducir el esfuerzo en la conservación de riqueza y diversidad conjuntamente, dado que rangos espaciales

relativamente pequeños parecen mantener la mayor proporción de la estructura de las comunidades (diversidad) y la ampliación regional determina incrementos sustanciales de especies.

## CONCLUSIONES

Parece especialmente importante tomar en consideración factores climáticos como las precipitaciones del mes más seco del año o temperaturas del mes más frío del año y su contraste en el modelado espacial de la composición específica de comunidades mediterráneas de matorral. El clima parece decisivo igualmente en la interpretación de los patrones regionales de diversidad. En este sentido, puede ser relevante, para una eficiente gestión y conservación de las comunidades mediterráneas, tomar en consideración los condicionantes climáticos, tanto desde la perspectiva de las comunidades locales, en las cuales parece reforzar el papel determinante de la competencia en la dominancia, como desde la perspectiva regional, en la que provoca un fuerte recambio de especies y consecuentemente genera gran parte de la riqueza específica.

Por otro lado, el manejo destinado a la eliminación del matorral consigue, en relación con la conservación de la biodiversidad, el efecto contrario al deseado, en la medida en que elimina diversidad vegetal, y al mismo tiempo, no acaba con estas especies leñosas, cuya supervivencia, en la mayoría de los casos, está precisamente ligada al mantenimiento regular de los procesos perturbadores que evitan a largo plazo su reemplazo por las correspondientes comunidades forestales. Un círculo vicioso de autoregeneración que podría romper el matorral en su contra por el efecto facilitativo a favor de la entrada del bosque. Ello requiere, en contra de los paradigmas técnicos dominantes, no eliminar el matorral de aquellos enclaves en los que estemos interesados en una regeneración forestal espontánea y gratuita.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANTA-FERRERO, M.A.; FERNÁNDEZ-JOAQUÍN, J.L.; FERNÁNDEZ-SANTOS B.; MAESTRE-GARCÍA, J.M.; MANZANO-PABLOS, J.J.; MARTÍN-JIMÉNEZ, J.I.; RODRÍGUEZ-LÓPEZ, A.I.; RUIZ-CORTINA, C.; GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J.M.; GARCÍA-RODRÍGUEZ, J.A.; POL-MÉNDEZ, C. & J.M., LLORENTE-PINTO (1988). *Análisis del medio físico de la provincia de Salamanca. Delimitación de unidades y estructura territorial*. Junta de Castilla y León (EPYPSA), Valladolid.
- ARCHIBOLD, O.W. (1995). *Ecology of world vegetation*. Ed. Chapman & Hall, London.
- AUSTIN, M.P. (2005). Vegetation and environment. Discontinuities and continuities. In Van der Maarel E. (ed.) *Vegetation Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford (UK).
- BAUDIERE, A. (1970). *Recherches phytogeographiques sur la bordure méridionale du Massif Central français (Les Mounts de L'Espinuoz)*. PhD Dissertation, Faculty Sciences, Montpellier, France.
- BERKOWITZ, A.R.; CANHAM, C.D. & A.V.R., KELLY (1995). Competition vs. facilitation of three seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76: 1156-1168.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1979). *Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. Blume, Madrid.
- CABEZAS, J. & ESCUDERO, J.C. (1992). Distribución de especies de vegetación leñosa de la provincia de Badajoz y su relación con las precipitaciones. *Studia Oecologica* IX: 23-46.
- CALLAWAY, R.M. (1992). Effects of shrubs in the recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- CALLAWAY, R.M. & PUIGNAIRE, F.I. (1999). Facilitation in plant communities. En PUIGNAIRE F.I. & F. VALLADARES eds. *Handbook of functional plant ecology*. Ed. Marcel Dekker, Inc. (New York) pps: 272-313
- CALLAWAY R.M., KIKVIDZE Z. & D. KIKODZE (2000). Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89: 275-282
- CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A. & GÓMEZ, J.M. (2004). Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12: 352-358.
- DI CASTRI, F.; GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L. (eds.) (1981). *Ecosystems of the world 11. Mediterranean-type shrublands*. Ed. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- EGERTON, J.J.G.; BANKS, J.C.G.; GIBSON, A.; CUNINGHAM, R.B. & BALL, M.C. (2000). Facilitation of seedling establishment: reduction in irradiance enhances winter growth of *Eucalyptus pauciflora*. *Ecology* 81: 1437-1449.
- GARCÍA-ANTÓN, M.; MALDONADO-RUIZ, L.; MORLA-JUARISTI, C. & SAINZ-OLLERO, H. (2002). Fitogeografía histórica de la Península Ibérica. En Pineda F.D., de Miguel J.M., Casado M.A. y Montalvo J. (eds.) *La diversidad biológica de España*. Ed. Prentice Hall, Madrid. Pgs: 45-64.
- GAVILÁN, R. & FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. (1997). Climatic discrimination of Mediterranean broad-leaved sclerophyllous and deciduous forests in Central Spain. *Journal of Vegetation Science* 8: 377-386.
- GAVILÁN, R.; FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. & BLASI, C. (1998). Climatic classification and ordination of the Spanish Sistema Central: relationships with potential vegetation. *Plant Ecology* 139: 1-11.
- GLEASON, H.A. (1934). The individualistic concept of plant association. *American Midland Naturalist* 21: 92-110 in REAL & BROWN Eds. *Fundations of Ecology*.
- GÓMEZ – APARICIO L., ZAMORA R., GÓMEZ J.M., HÓDAR J.A., CASTRO J. & E. BARAZA (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a metanalysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138
- GÓMEZ-APARICIO, L.; GÓMEZ, J.M.; ZAMORA, R. & BOETTINGER, J.L. (2005). Canopy vs. soil effects of shrub facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16: 191-198.
- GRACE, J. (1987). Tolerance and the distribution of plants. *New phytologist* 106: 113-130.

- GRAHAM, M.H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.
- HAASE P., PUIGNAIRE F.I., CLARCK S.C. & L.D. INCOLL (1996). Spatial patterns in two – tired semi – arid shrubland in southern of Spain. *Journal of Vegetation Science* 7: 527-534.
- HENDERSON, P.A. (2006). Practical methods in Ecology. Ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- HOLL, K.D. (2002). Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90: 179-187.
- HONG QIAN; JONG-SUK SONG; PAVEL KRESTOV; QINFENG GUO; ZEMIN WU; XIANSHENG SHEN & XIAOSI GUO (2003). Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients. *Journal of Biogeography* 30: 129-141.
- HUSTON, M.A. (1999). Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- JANE G.T. & T.G.A. GREEN (1984). Ecological aspects of climate patterns within the Kaimai Ranges, North Island, New Zeland. *New Zeland Journal of Ecology* 7: 183-197
- JEFFREE E.P. & C.E. JEFFREE (1994). Temperature and the biogeographical distributions of species. *Functional ecology* 8: 640-650
- JONGMAN, R.H.G.; TEER BRAAK, C.J.F. & VAN TORENGEN, O.F.R. (eds.) (1987). *Data analysis in landscape ecology*. Ed. Pudoc, Wageningen.
- JONES, H.G. (1992). Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology (Second edition). Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- LANDE, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity of multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- LEPS, J. & SMILAUER, P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- LOOMAN, J. (1983). Distribution of plant species and vegetation types in relation to climate. *Vegetatio* 54: 17-25.
- MARGALEF, R. (1991). *El desarrollo histórico. Teoría de los sistemas ecológicos*. Ed. Universidad de Barcelona, Barcelona. Pgs 234-273.
- MEDIAVILLA, S. & ESCUDERO, A. (2004). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management* 187: 281-294.
- MITCHEL, R.J.; MARRS, R.H.; LEDUC, M.G. & AULD, M.H.D. (1997). A study of succession in lowland heaths in Dorset, southern England: changing in vegetation and chemical properties. *Journal of Applied Ecology* 34: 1426-1444.
- NINYEROLA, M.; PONS, X. & ROURE, J.M. (2005). *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. ISBN 932860-8-7. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.
- PEÑUELAS, F.J. & ESTIARTE, M. (2005). Effects of vegetation canopy and climate on seedling establishment in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 16: 67-76.
- PUIGNAIRE, F.I. & LUQUE, M.T. (2001). Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- PUIGNAIRE, F.I.; ARMAS, C. & TIRADO, R. (2001). Capítulo 8. En Zamora R. & Puignaire F.I. (eds.) *Ecosistemas Mediterráneos: Análisis funcional*. Ed. CSIC AEET, Barcelona.
- RETUERTO, R. & CARBALLEIRA, A. (2004). Estimating plant responses to climate by direct gradient analysis and geographic distribution analysis. *Plant Ecology* 170: 185-202.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. (1979). Brezales y jarales de Europa occidental. *Lazaroa* 1: 5-128
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1985). *Mapa de las series de vegetación de España*. Ed. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. (1987). Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. En ALCARAZ-AIZA et al (eds.) *La vegetación de España*. Ed. Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares

- SHANNON, C.E. & WEAVER, W. (1949). *The mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- SHAO, G. & HALPIN, P.N. (1995). Climatic controls of eastern North America coastal tree and shrub distributions. *Journal of Biogeography* 22: 1083-1089.
- SIMPSON, E.H. (1969). Equitability indices: dependence of species count. *Ecology* 50: 466-467.
- TEER BRAAK, C.J.F. & PRENTICE, I.C. (1988). A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 272-313.
- TERRADAS, J. (2001). *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ed. Omega, Barcelona.
- VALLADARES, F. (ed.) (2004). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ed. Ministerio de Medio Ambiente. Organismo autónomo de parques nacionales.
- WALTER, H. (2002). *Walter's vegetation of the Earth. The ecological systems of the Geo-Biosphere* (Fourth edition) Ed. Springer – Verlag, Berlin.
- WHITTAKER, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* 42: 207-264.
- WOODWARD, F.I. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ZAMORA, R.; CASTRO, J.; GÓMEZ, J.M.; GARCÍA, D.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, L. & BARAZA, E. (2001). El papel del matorral en la regeneración forestal. *Quercus* 187: 41-47.

Especies leñosas	Abreviaturas
<i>Adenocarpus complicatus</i> (L.) Gay	Ade co
<i>Arbutus unedo</i> L.	Arb un
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	Cal vu
<i>Cistus ladanifer</i> L.	Cis la
<i>Cistus populifolius</i> L.	Cis po
<i>Cistus psilosepalus</i> Sweet	Cis ps
<i>Cistus salviifolius</i> L.	Cis sa
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Cra mo
<i>Cytisus multiflorus</i> (L'Hér.) Sweet	Cyt mu
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	Cyt sc
<i>Cytisus striatus</i> (Hill) Rothm.	Cyt st
<i>Daphne gnidium</i> L.	Daph gn
<i>Erica arborea</i> L.	Eri ar
<i>Erica australis</i> L.	Eri au
<i>Erica scoparia</i> L.	Eri sc
<i>Erica umbellata</i> L.	Eri um
<i>Eucalyptus</i> sp	Euc sp
<i>Genista anglica</i> L.	Gen an
<i>Genista falcata</i> Brot.	Gen fa
<i>Halimium lasianthum</i> (Lam.) Spach	Hal la
<i>Halimium ocymoides</i> (Lam.) Willk.	Hal oc
<i>Halimium umbellatum</i> L. Spach	Hal um
<i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench.	Hel st
<i>Lavandula stoechas</i> L.	Lav st
<i>Pinus pinaster</i> Aiton.	Pin pi
<i>Phillyrea angustifolia</i> L.	Phy an
<i>Pterospartum tridentatum</i> (L.) Willk.	Pter tr
<i>Rosa canina</i> L.	Ros ca
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott.	Rub ul
<i>Thymus mastichina</i> L.	Thy ma
<i>Juniperus oxycedrus</i> L.	Jun ox
<i>Quercus illex</i> ssp. <i>Ballota</i> (Desf) Samp.	Que il
<i>Quercus pyrenaica</i> Willd.	Que py

Anexo I. Tabla de nombres y abreviaturas de las especies leñosas.

### Aclaraciones particulares al punto nº 1 propuesto en la redacción de sugerencias y correcciones

Una de las aclaraciones solicitadas por el corrector anónimo fue la necesidad de explicar si en el proceso de selección de las comunidades de matorral habían sido tomados en cuenta factores particulares de algunas parcelas como la existencia de suelos higroturbosos, o surgencias de agua a tenor de la presencia en los inventarios de la especie *Genista anglica*. En realidad es importante aclarar que, si bien las parcelas donde esta especie aparece, presentan en algunos puntos concretos tendencia al leve encharcamiento temporal, este hecho es, sin duda, no solo un resultado derivado del suelo, que en algunos puntos es muy delgado y está fuertemente condicionado por la roca

madreen superficie, sino también porque hablamos de lugares con promedios de precipitación anual por encima de los 1000 mm., caídos fundamentalmente durante la primavera y el otoño. Por ello, entendemos que tal cuantía de precipitaciones es la primera responsable de esta circunstancia y consecuentemente el patrón climático, que es en realidad el objeto del estudio.

Agradecemos también la crítica planteada por el corrector acerca de la estima de edad del matorral, pues efectivamente el texto, después de releerlo, resulta confuso y lleva indudablemente a errores de interpretación. Efectivamente nosotros llevamos a cabo una estimación de edad a través del conteo de anillos de crecimiento en dos tallos para cada una de las cinco plantas seleccionadas al efecto en cada parcela. La edad 10 años se refería a la edad mínima encontrada en un tallo de *Erica australis* en La Alberca, y la edad 20 años se refería a la edad máxima, encontrada en un tallo de *Cytisus striatus* en Serradilla. En realidad, el promedio de edades, como se ha redactado en el texto es de: La Alberca: 14; Serradilla: 15; Sotoserrano: 12

#### **Aclaraciones particulares al punto nº4 propuesto en la redacción de sugerencias y correcciones**

Se plantea la posibilidad de que alguna de las localidades no sea adecuada para la especie *Quercus pyrenaica* en nuestra área de estudio, concretamente Sotoserrano, la cual aparece en el modelo multivariante de diversidad como representante de los valores menores de abundancia de la especie. En realidad esta especie aparece regenerando espontáneamente al menos en una de las parcelas de esta localidad (Sotoserrano 1), lo cual es indicativo de que la potencialidad en la práctica existe. No obstante, estas parcelas entran dentro del ámbito de la serie teórica de vegetación potencial Arbuto – Querceto pyrenaicae Symetum, como pone de manifiesto el mapa de series de vegetación de Rivas-Martínez (1987). Sin duda, nos encontramos dentro del límite inferior del área de distribución potencial del roble melojo, lo que parece ser representativo de la menor regeneración de la especie, pero es este hecho precisamente el que nos interesa contrastar, desde la evidencia que brinda la variabilidad climática existente dentro del ámbito espacial de distribución del roble melojo. Por ello, y siguiendo las indicaciones del corrector anónimo, hemos tratado de incluir unas frases aclaratorias al respecto en el Área de estudio, que hablan de ello y de la distribución salpicada de melojo en el paisaje, como fuente de propágulos y dispersión.

#### **Aclaraciones particulares al punto nº 6 propuesto en la redacción de sugerencias y correcciones**

Los conceptos «local y regional» propuestos para abordar la discusión del análisis del reparto de la diversidad parecen plantear dudas perfectamente razonables, más aún cuando hablamos estrictamente en términos concretos de medición.

Cuando se hace referencia a Huston (1999) en este trabajo, se plantea la discusión sobre los procesos regionales como la dispersión (ver por ejemplo Mouquet *et al* 2004; Collins *et al* 2002) como procesos operantes a tal escala, y se hace teniendo en cuenta que la dispersión es precisamente el proceso que se identifica con la escala regional. Es decir, no se trata de enfrentar al clima y a la dispersión puesto que el primero es un factor y el segundo es un proceso, sino entender cuál es su papel en este escenario espacial. El clima puede ser el responsable, por cuestiones evolutivas, de seleccionar especies de unos lugares a otros, y la dispersión es la vía de comunicación y unión entre ellos, es el proceso que aporta especies en las comunidades, las cuales colonizarán o no éstas. Entendemos que son cosas diferentes que no debemos confundir. La edad y el manejo humano,

son normalmente factores que tienden a asociarse a la propia escala regional o como poco a la de paisaje, si es que al final pueden extraerse verdaderamente diferencias claras entre ambas (ver Collins *et al* 2002 o Ricklefs 2004)

Las escala regional propuesta en el artículo de Huston (1999) parte de un estudio que es comparable sólo en los términos teóricos de dispersabilidad – competencia, pero no en los prácticos, dado que está referida a un grupo animal (reptiles), para el cual también las unidades locales son claramente más amplias (incluso de forma excesiva como critica claramente Huston en dicho artículo) y el proceso de dispersabilidad no es comparable al de una comunidad de plantas leñosas como es nuestro caso. Hay que entender que el concepto «regional» es un término muy laxo como pone de manifiesto Ricklefs (2004) por lo que es prácticamente imposible definir en términos de medidas estándar. Si acaso, la única manera de definirlo pasa por la identificación de procesos regionales, por ejemplo evolutivos, relacionados con el clima. En nuestro caso, esta diferencia climática existe como se ha puesto de manifiesto.

Asimismo creemos que se plantea la confusión respecto del concepto «local». Este concepto no ha de equivocarse en nuestro caso con la entidad espacial denominada localidad, constituida por la suma de tres comunidades homogéneas de matorral, sino al nivel espacial de la comunidad misma, en el cual es donde la competencia entre las especies, o los individuos de las especies, opera de forma directa. Por ello, decidimos cambiar «factores locales», en la Figura 4, por «factores localidad», tratando de eludir las posibles confusiones al respecto.

Sin duda es algo que entendemos ha creado confusión y sentimos que de este modo haya conducido a malas interpretaciones de la discusión. En el texto corregido hemos intentado solucionar este malentendido, por lo que sin duda agradecemos el comentario del corrector anónimo y apelamos a una nueva revisión para tratar de confirmar su mejor comprensión.

### **Referencias incluidas en la eplicación**

Collins S.L., Glenn S.M. & Briggs J.M. (2002). Effect of local and regional processes on plant species richness in tallgrass prairie. *Oikos* 99: 571-579

Mouquet N, Leadley P., Mériguet J. & Loreau M. (2004). Inmigration and local competition in herbaceous plant communities: a three –year seed– sowing experiment. *Oikos* 104: 77-90

Ricklefs R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15

Por último, queríamos incluir, a modo de pequeño anejo, nuestro agradecimiento al trabajo de corrección del revisor anónimo, el cual ha sido fundamental para atender a la necesidad de utilizar un lenguaje mucho más claro y divulgativo que garantizase la comprensión del trabajo, en definitiva objetivo prioritario de cualquier publicación científica y del conocimiento en general.