



Proyecto de Fin de Máster

MASTER EN CIENCIA Y TECNOLOGIA AMBIENTAL

Relaciones especies-ambiente en un contexto regional: El caso de los matorrales y
pastizales de Navarra, norte de España

Jairo R. Escobar Villanueva

Dra. Arantzazu López de Luzuriaga

Tutor

Septiembre de 2009

RESUMEN

El presente trabajo se centra en dilucidar el modo en que dos grandes tipos de vegetación serial como pastizales y matorrales responden en composición y diversidad de especies al efecto de factores ambientales y gradientes geográficos teniendo en cuenta una escala de trabajo regional. Específicamente nuestra hipótesis es que la composición y diversidad de especies son el reflejo jerárquico de factores como el clima y posición geográfica en primer lugar y en segundo lugar de efectos locales como sustrato y topografía, además de que dichos tipos de vegetación serial responden diferencialmente al entorno medioambiental. El área de estudio se centra en toda la extensión del territorio de la Comunidad foral de Navarra abarcando la frontera mediterránea-eurosiberiana, en el norte de la península Ibérica. A partir de 1756 inventarios florísticos y de datos ambientales ligados a cada parcela de muestreo, se modeló estadísticamente la relación especies-ambiente tanto para matorrales y pastizales por medio de Modelos Lineales Generalizados (GLM) para la diversidad α y por Análisis de Correspondencias Canónico (CCA) la composición de especies. Los resultados sugieren para nuestra escala de trabajo, que efectivamente existe un efecto jerárquico del ambiente controlando la diversidad y composición de especies principalmente a través de factores con un efecto regional como lo son: i) la precipitación anual mínima ii) latitud y longitud y factores con un efecto local como: iii) tipo de sustrato (Yesosos y Silíceos) iv) altitud y exposición solar. Aunque estas variables en los modelos CCA y GLM mostraron una limitada capacidad explicativa de la varianza, fueron estadísticamente significativas pese esta observación, luego se sugiere que son otros los factores, como el legado histórico natural o antrópico los que estarían ejerciendo un mayor control en el ensamblaje de las comunidades de los dos tipos de vegetación serial estudiados.

Palabras clave: Relación especies-ambiente, escala regional, matorrales y pastizales, variables ambientales, diversidad y composición de especies, Análisis de correspondencias canónico, Modelos lineales generalizados, Navarra.

A toda mi familia, expresión tangible de la gracia divina, a los
que debo lo que soy.

Índice

	Pág.
1. Introducción	5
2. Objetivos e Hipótesis de Estudio	7
3. Metodología	
4.1 Área de estudio.....	8
4.2 Muestreo de la vegetación	9
4.3 Variables explicativas	11
4.4 Análisis estadístico de los datos	
4.4.1 Análisis univariante (Diversidad α de especies).....	11
4.4.2 Análisis multivariante (Composición de especies).....	14
4. Resultados	
5.1 Análisis univariante	17
5.2 Análisis multivariante	21
5. Discusión	25
6. Conclusiones	31
Bibliografía	32
Anexos	39

1. INTRODUCCIÓN

La composición de las comunidades y patrones de diversidad de especies vegetales han sido uno de los primeros intereses y temas de estudio de la ecología (Jobbágy, 1996). Existen diversos procesos ecológicos que son reconocidos como clave en el proceso de ensamblaje y estructuración de las comunidades vegetales, que generalmente están relacionadas con dos modelos fundamentales en ecología: el modelo del control ambiental, que explica que las especies responden a factores exógenos (Whittaker, 1956; Bray and Curtis, 1957; Hutchinson, 1957) y el modelo de control biótico, independiente de cualquier variación ambiental y por tanto resultado de procesos endógenos (Lindeman, 1942; Southwood, 1987). Otro modelo que está actualmente recibiendo una atención considerable es el que explica el ensamblaje, la organización y otras propiedades de las comunidades (Ej. riqueza de especies, abundancias relativas) por constricciones funcionales o filogenéticas de las especies (Webb y otros, 2002).

Estos modelos considerados como complementarios son de hecho responsables de aspectos de la estructura de la comunidad, junto con otros factores como: eventos históricos, interacciones bióticas (Ej. depredación-competencia) y perturbaciones naturales o antrópicas (Borcard & Legendre 1994). Estos factores por lo general no son medibles directamente con relativa facilidad, limitando en cierta forma la explicación de cómo se estructuran y organizan las comunidades. Bajo este contexto, los estudios de las comunidades vegetales implican con mayor frecuencia inferir las relaciones existentes entre especies y variables ambientales a partir de los datos de composición de la comunidad y de medidas factibles de factores bióticos y abióticos asociadas al hábitat (Gómez y otros, 1996). Por medio de la formulación de modelos estadísticos se puede evaluar la fuerza de dicha relación y por consiguiente poder contrastar hipótesis de teorías ecológicas.

La Fitosociología, método práctico y ágil que analiza la vegetación desde el punto de vista de su composición florística (Alcaraz, 2009), es la herramienta que ha propiciado todo un compendio extenso de información sobre la composición de especies de las comunidades vegetales ávida de ser explicada por múltiples factores ecológicos. Este método, aunque de gran uso en España, es fuertemente criticado por un componente subjetivo del mismo, pero ha sido validado para inventariar la vegetación y hábitats de interés en la UE (Directiva 97/62/CEE) y por tanto ha permitido caracterizar la flora de vastas regiones de la península Ibérica tal y como reportan Loidi (2002) y Díaz (2004).

Tal es el caso de la Comunidad Foral de Navarra en el norte de España, región que al presente año cuenta con una completa base de datos florísticas de la totalidad de su jurisdicción (Peralta y otros, 2006). Este trabajo resume a una resolución detallada, la gran diversidad de formaciones vegetales presentes, resultante de los amplios contrastes biogeográficos y heterogeneidad ambiental que presenta el territorio Navarro por estar entre la frontera las zonas biogeográficas mediterránea y eurosiberiana. De esta manera, con la actual ventaja de disponer de bases de datos florísticos de las comunidades vegetales a un nivel regional y por otro lado contar con información ambiental ligada al territorio apoyada por el gran avance de los SIG, da lugar a la necesidad plantear estudios ecológicos para explicar la relación especies-ambiente a gran escala o si se quiere decir a una escala regional.

Muchas investigaciones en ecología de las comunidades vegetales han cuantificado con un esfuerzo considerable la relación especies-ambiente a pequeña escala, encontrándose que factores ambientales como: atributos del suelo, geología, microclima, topografía; e históricos como: perturbaciones naturales y antrópicas (tipos de uso del suelo), tienen una influencia significativa en la composición de especies y patrones de diversidad para determinados tipos de de vegetación serial (Roche y otros, 1998; Pausas y otros, 2003; Huebner & Vankat 2003; Klimet y otros, 2006; Campagne y otros, 2006; Laughlin & Scott, 2007; Yibing y otros, 2008; Weiguo & Bai 2008; Gonzales y otros, 2009). Si bien los factores locales que rigen el ensamblaje de las comunidades vegetales, a menudo bien establecidos, por recibir una mayor atención de la comunidad científica (Fairbanks & McGwire, 2000), estos varían de un lugar a otro, y de hecho no podrían ser extrapolables con facilidad a un contexto regional (Root & Sheneider 1993). Mas sin embargo biogeógrafos y fitosociólogos han reconocido desde tiempo atrás, el papel que juegan los factores ambientales e históricos en explicar los patrones de composición y diversidad de especies desde un punto de vista global o a una escala de trabajo regional (Ohmann & Spies 1998). Esta aproximación holística de una región más los beneficios de contar con inventarios florísticos de extensas aéreas ($> 2500 \text{ km}^2$), permitiría que la totalidad de la diversidad de tipos de comunidades vegetales sean examinadas a gran escala en un área concreta. Este tipo de análisis a gran escala sería una simplificación de la naturaleza heterogénea de dichas comunidades, pero que puede aportar información útil a partir de la cual perfeccionar nuestra comprensión de cómo se estructuran (Fairbanks & McGwire, 2000).

De hecho, múltiples estudios han examinado los factores que actúan sobre la composición y diversidad de especies vegetales a gran escala (Ohmann & Spies, 1998; Fairbanks & McGwire, 2000; Lobo & Castro, 2001; Bayenas & Samuel 2002.; Thuiller y otros, 2003, Kallimanis y otros, 2007; Pausas y otros, 2003), mas sin embargo el entendimiento de cómo estos factores interactúan con diferentes tipos de vegetación serial y sus correspondientes biotipos, es un campo que necesita mucho mas investigación. Por ende es de esperar que factores ambientales a gran escala ejerzan un efecto particular para cada biotipo vegetal, cuya morfología, crecimiento y comportamiento en la estación adversa (Invierno o sequia estival), son el reflejo de estrategias de adaptación ligada a las condiciones ambientales (Raunkjaer, 1907). En este sentido, dentro de los matorrales, biotipos como los caméfitos y nanofanerófitos comparten estrategias de protección de sus yemas siempre por encima del nivel del suelo. Esto muy diferente en pastizales: los hemicriptófitos, cuyas yemas de reemplazo subsisten a ras de suelo, ó los terófitos y geófitos que sobreviven a periodos adversos en el mismo suelo como semillas. Y es por lo anterior, que surgen interrogantes de cómo responderían matorrales y pastizales a factores regionales como el clima o posición geográfica en una zona con una amplia heterogeneidad ambiental.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE ESTUDIO

Por lo tanto, el presente trabajo tiene como objetivo principal identificar y cuantificar los factores ambientales que afectan atributos de las comunidades como la composición y diversidad de especies en un contexto regional. Se prestará especial atención a las comunidades vegetales incluidas dentro de dos grandes tipos de vegetación serial: pastizales y de matorrales. Para esto una serie de factores con un efecto regional (clima y posición geográfica) y local (topografía y geología) fueron incluidos en modelos estadísticos para evaluar si existieron diferencias en la respuesta de los matorrales y pastizales. Específicamente las preguntas fundamentales del presente estudio fueron las siguientes: a una escala regional, i) ¿Qué tiene más peso en la estructuración de las comunidades vegetales de pastizales y matorrales, la posición geográfica, el clima o factores locales como la heterogeneidad de sustratos o la topografía?, y ii) ¿Estos factores ambientales afectaron en igual manera a diferentes tipos de vegetación serial como son los pastizales y matorrales?

Nuestra hipótesis de partida es que los patrones de diversidad y de composición de especies son el reflejo jerárquico de factores a gran escala como el clima y la posición geográfica en primer lugar, y segundo lugar de factores que actúan localmente como la litología y topografía (Ohmann & Spies, 1998; Fairbanks & McGwire, 2000; Pausas y otros, 2003) Como segunda hipótesis, esperamos que los dos tipos de vegetación serial bajo estudio por presentar en sus comunidades biotipos con estrategias muy contrastadas para hacer frente a condiciones ambientales desfavorables y estar en diferentes etapas de la sucesión ecológica¹, respondan de forma particular ante factores ambientales y geográficos (Stohlgren y otros, 1998; Colilins & Carson 2004; Guoqing y otros, 2008; Gonzales y otros, 2009). Para el contraste de hipótesis fueron adquiridos datos de inventarios de especies para pastizales y matorrales de 1756 parcelas de muestreo distribuidas en toda la extensión de la Comunidad de Navarra, y de esta forma por medio de modelos estadísticos apoyados en técnicas multivariantes para la composición de especies (Ordenaciones constreñidas) y de regresión múltiple para la diversidad de especies (Modelos Lineales Generalizados), se permitió testar las hipótesis anteriormente planteadas. Debido a que nuestra atención se enfoca principalmente en factores ambientales y gradientes geográficos, la influencia de otros parámetros (Ej. Perturbaciones antrópicas o naturales, uso del suelo, competencia) no se consideran en el presente estudio.

3. METODOLOGÍA

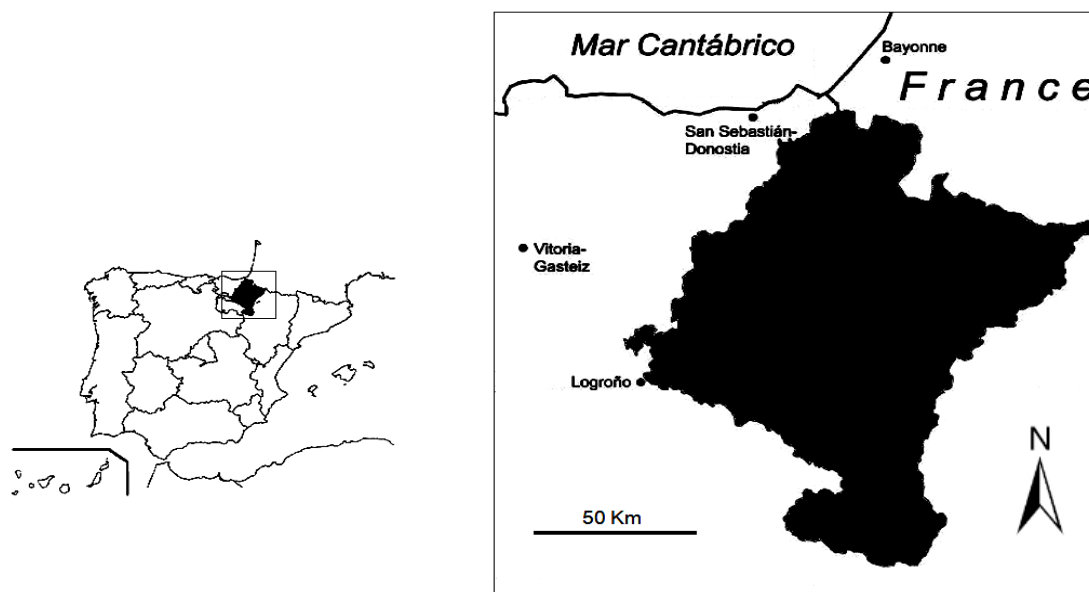
3.1 Área de estudio

El área de estudio se centra en todo el territorio de la Comunidad Foral de Navarra situada al norte de la península Ibérica entre los 2°26' E - 0°44'E y 41°53'- 43°18', en la zona occidental del Valle del Ebro (ver Figura 1). Con una extensión de 10.421 km², se caracteriza por ser una región diversa en climas, geografía y de flora contrastada, con patrones fisiográficos, geológicos y de suelos variados y complejos. El territorio Navarro se divide en dos grandes regiones biogeográficas, la zona montañosa Eurosiberiana al norte compuesta por los Montes Vascos y el sistema montañoso de los Pirineos y la zona Mediterránea al sur con un paisaje llano y de rivera. El clima en la zona puede pasar desde semi-árido en la zona mediterránea (alrededor de 400 mm de precipitación) hasta el ultra-

¹ Los pastizales se encuentran en la fase pionera de la sucesión ecológica, mientras lo matorrales se ubican en una fase intermedia.

hiper-húmedo en el norte con influencia oceánica y alpina (entre los 1000 y 2000 mm de precipitación).

Figura 1. Ubicación del área de estudio. Comunidad Foral de Navarra, norte de España.



Fuente: Adaptado de Peralta y otros (2006).

También existe un alto contraste de termotipos desde el alpino a 2225 m (T media $2\pm 1^{\circ}\text{C}$), pasando por el montano y terminado en el mesomediterráneo a altitudes menores de 600 m (Temp media $15\pm 2^{\circ}\text{C}$). En cuanto a la vegetación, la región Mediterránea se caracteriza por distribuir comunidades de matorrales como los coscojales y bosques como carrascales y encinares y además de dominar comunidades de pastizales anuales (calcícolas y gypsofilas), halófilos y xerófilos. En la región Eurosiberiana noroeste predominan los bosques caducifolios (hayedos) y marcescentes (Robledales) mientras en la zona pirenaica ocurren los bosques perennifolios (pinares).

3.2 Muestreo de la vegetación

Los datos de muestreo de la vegetación del presente estudio proceden del proyecto² cuyo objetivo es la cartografía de la vegetación potencial de Navarra a escala 1:25.000 (Peralta y otros, 2006). Los 1175 inventarios de matorral y 581 inventarios de pastizales fueron realizados por el Dr. Javier Peralta de Andrés de la Universidad Pública de Navarra y colaboradores durante el periodo comprendido de 1995 a 2008. Estos 1756 inventarios se

² Proyecto dirigido por la Sección de Evaluación de Recursos Agrarios del Departamento de Desarrollo Rural y Medio Ambiente del Gobierno de Navarra.

http://www.cfnavarra.es/agricultura/informacion_agraria/MapaCultivos/htm/proyecto.htm

encuentran distribuidos por la Comunidad de Navarra desde el sistema montañoso pirenaico hasta la ribera del Ebro, por todos los tipos de vegetación potencial presentes (ver figura Anexo 8). Los inventarios florísticos de matorrales y pastizales se han realizado de acuerdo con el método fitosociológico (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), excluyéndose el estudio de las comunidades de vegetación edafo-higrófila (de ríos, arroyos, lagunas o humedales), ruderal o nitrófila. Los puntos de muestreo han sido escogidos intentando que la vegetación fuera homogénea desde el punto de vista florístico y estructural, y representativa del territorio muestreado; se han evitado los límites evidentes entre diferentes tipos de vegetación. La superficie de inventariación ha dependido del tipo de vegetación; para la mayor parte de los matorrales y pastizales ha sido de 9 m², con una máxima superficie de muestreo en matorrales de 100m². Para evaluar cuál era el área mínima de muestreo representativo de las comunidades de matorral y pastizal mostramos gráficamente el número de especies frente al área muestreada y observamos que incluso las parcelas más pequeñas mostraban un elenco importante de especies comparable al resto de parcelas. Esto nos indica que la selección de lugares se incluyó comunidades representativas independientemente del área muestreada. (Ver grafico Número de Especies Vs Área de parcela, Anexos 1 y 2).

Los inventarios florísticos de matorrales y pastizales originalmente reposan en una base de datos Microsoft[®] Access (2003), que se integraron a Microsoft[®] Excel³ (2007) en dos matrices de composición de especies, una para cada biotipo vegetal, y en cada ocurrencia parcela-especie quedó consignado el índice fitosociológico para las coberturas siguiendo la escala de Braun-Blanquet (Alcaraz, 2009). Para nuestros propósitos estos índices fitosociológicos fueron sustituidos por sus equivalentes porcentajes de coberturas de la siguiente forma:

Tabla 1. Escala de cobertura de Braun-Blanquet

Índice fitosociológico	% cobertura
+	0.01
1	5
2	10
3	25
4	50
5	75

Fuente: Alcaraz J. 2009.

³ Esta versión tiene la prestación considerable de absorber elevada carga de datos que se manejó en el estudio.

Estas dos matrices con las coberturas de matorrales y pastizales serán las matrices respuesta que contienen los datos de las variables dependientes (y) del estudio.

3.3 Variables Explicativas

Para cada parcela de estudio se registraron sus coordenadas geográficas UTM (por observación en ortofoto 1:25.000 o con GPS) y aspectos ambientales como: altitud, orientación, pendiente, tipo de sustrato y variables climáticas como temperatura, precipitación y evapotranspiración.

La orientación de la parcela fue transformadas mediante la función coseno, de tal forma que resultó en una estima de la exposición solar incidente para cada parcela: la orientación sur obtendría el valor máximo para este índice de irradiación (1), mientras que la orientación norte el valor mínimo (-1). Los datos climáticos y geológicos para cada parcela fueron obtenidos mediante el cruce entre puntos de inventarios y la cartografía disponible mediante el sistema de información geográfica MiraMon[®] (Pons 2009). A partir de la cartografía geológica de la comunidad Navarra (Del Valle & Garcia., 1996), se consideraron 18 categorías litológicas para cada parcela de estudio (ver tabla anexo 3). Los datos de 12 parámetros climáticos fueron asignados a cada parcela y proceden del Servicio de Estructuras Agrarias de Navarra (2001). Se realizaron correlaciones de Spearman entre todos estos parámetros climáticos para detectar posibles correlaciones entre ellos, de forma que aquellos muy correlacionados entre sí (Coeficiente de Pearson > 0.8, ver matrices de correlación, Anexos 4 y 5), no se consideraron en los análisis estadísticos de modelos lineares generalizados ni de ordenaciones constreñidas para evitar solapamientos de información o colinealidad. Finalmente, se consideraron sólo 3 variables: Temperatura media mínima (TMEDMIN), Precipitación anual mínima (PANULMI) y Evapotranspiración máxima (ETPMAX).

Para fines operativos toda la batería de datos ambientales se considerará como las Matrices explicativas que contienen las variables independientes del estudio (x).

3.4 Análisis Estadístico de los datos

3.4.1 Análisis Univariante

Se modelizaron mediante Modelos Lineares Generalizados (GLMs; McCulladh & Nelder, 1989) tres parámetros básicos de Diversidad α como son: Riqueza de especies, diversidad

de Shannon & Weaver (S-W) y equitatividad con el conjunto de variables explicativas ambientales y geográficas del estudio. La riqueza (S) consistió en el número de especies contabilizado por parcela de muestreo. El índice de Diversidad de Shannon & Weaver (1949) se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$H' = -\sum p_i \cdot \log(p_i);$$

Donde: H' = índice de S-W; p_i = abundancia proporcional de la especie i en su inventario. Y la Equitatividad es un estimador de diversidad en el que se elimina el efecto del número de especies, por lo tanto sus valores se encontrarán en un intervalo entre 0 y 1, y se expresa a continuación como:

$$J = H' / \log(S);$$

Donde: J = Equitatividad; S y H' definidas anteriormente.

Estas variables aportaron información integrada de las propiedades estructurales de las dos comunidades bajo estudio (Krebs, 2001). De esta forma, dicha información se consignó en dos matrices parcelas/variable respuesta: de 1175 parcelas x 3 variables para Matorrales y de 581 parcelas x 3 variables para Pastizales.

Se recurrió a la utilización de la técnica de regresión múltiple de modelos mixtos generalizados ó GLMs y su medida de bondad de ajuste para cuantificar el grado de relación entre cada variable de respuesta de diversidad y el conjunto de variables ambientales explicativas del estudio. La ventaja de los GLMs radica en que permiten manipular un abanico más amplio de tipos de distribución de la variable respuesta que los procedimientos estándares de regresiones lineales (McCullagh & Nelder, 1989).

En total fueron planteados 6 modelos GLMs saturados, es decir con todas las variables explicativas para la modelización de las tres variables de diversidad en matorrales y tres variables de diversidad en pastizales.

Cada una de las seis variables respuesta fue modelizada bajo dos vías diferentes; primero bajo el supuesto de distribución gaussiana del término error con varianza constante y función de vínculo tipo identidad (Ver Histogramas de distribución de los valores, Anexos 6 y 7). Y en segundo lugar, para tratar con la sobre dispersión detectada en la variable respuesta, fueron igualmente modelizadas bajo los mismos supuestos anteriores, salvo la diferencia de utilizar la función de cuasi-verosimilitud para estimar los coeficientes de la regresión. La

función de verosimilitud se caracteriza porque permite estimar los coeficientes de regresión aunque exista una sobre o infra dispersión de la distribución de errores de la variable respuesta (Davison 2001, Guisan y otros, 2005).

En cada GLM fueron introducidos los datos de 12 variables explicativas (ver tabla 2), que están contenidas en matrices específicas para matorrales y pastizales (Parcela-Variable: 1175x 12 para Matorrales y 581 x12 para Pastizales).

Tabla 2. Variables explicativas incluidas en cada modelo GLMs de diversidad α para Matorrales y Pastizales

Factor	Modelo (variables incluidas)	Variable Explicativa	Medida
Ambiental	Topografía (4)	Altitud (m.s.n.m), Exposición solar (Coseno de la Orientación), Pendiente (%) y A^2	Escalar
	Clima (5)	TMEDMIN, PANUALMI, ETPMAX , P^2 , T^2	Escalar
	Sustrato (1)	Litología (18 Categorías: Arcillas, Areniscas, Calcarenitas, Calizas, Cantos, Conglomerados, Cuarzitas, Dolomias, Esquistos, Filitas, Flysh, Granito, Gravas-arenas, Gravas-arenas-arcillas, Limos, Margas, Ofitas, Yesos).	Nominal
Coordenadas Geográficas	UTM (2)	Longitud x(m), Latitud y(m)	Escalar

Abreviaturas: UTM (Universal Transverse Mercator, sistema de coordenadas transversal de Mercator). TMEDMIN (Temperatura media mínima), PANUALMI (Precipitación anual mínima), ETPMAX (Evapotranspiración Máxima). P^2 , T^2 y A^2 son el cuadrado de la precipitación anual mínima, temperatura media mínima y altitud.

Fueron ingresadas en los todos los GLMs las variables de precipitación, temperatura y altitud elevadas al cuadrado (P^2 , T^2 y A^2), para determinar si existen posibles relaciones cuadráticas entre estas y los tres tipos de diversidad α . La respuesta en forma cuadrática es conocida como curva en forma de joroba o *hump-shaped* y es abordado para explicar patrones de diversidad de especies a lo largo de amplios gradientes ambientales y de productividad (Pausas & Mike 2001, Mittelbach y otros, 2001).

La significación de los coeficientes de regresión se testó mediante un test de la t (H_0 : los coeficientes son iguales a cero), se utilizó un test de chi cuadrado para testar la significación de la varianza explicada (Guisan y otros, 2002).

El ajuste de cada modelo fue calculado como la proporción de varianza explicada (D^2), medida equivalente a un ajuste r^2 propio de las regresiones lineares convencionales, y es calculada como la varianza nula menos la varianza residual de la siguiente forma:

$$D^2 = (Varianza Nula - Varianza Residual) / Varianza Nula$$

Donde: la *Varianza Nula* es la variabilidad total a ser explicada en el modelo; *Varianza Residual* es variabilidad que queda sin explicar una vez ajustado el modelo; de tal forma que a menor varianza residual mejor es el ajuste. El D^2 fue ajustado con el número de grados de libertad, de observaciones y variables usadas para ajustar la variabilidad explicada como en Guisan y colaboradores (1999) de la siguiente forma:

$$D^2 \text{ ajustado} = 1 - [(n-1)/(n-p)] * [1 - D^2]$$

Donde: D^2 es la proporción de varianza explicada, n es el número total de observaciones, p es el número de variables usadas para ajustar el modelo (ver tabla 2) y $(n-p)$ son los grados de libertad residuales.

Con el fin de identificar las variables que explicaron significativamente la variabilidad en los tres parámetros de diversidad estudiados, se siguió el procedimiento de construcción del modelo paso a paso hacia adelante (*Forward Stepwise*), en donde las variables fueron introducidas una a una en función de la magnitud del estadístico Cp hasta que el incremento de la variabilidad explicada dejó de ser significativa (Venables & Ripley 1997; Spector 1994).

Todos los GLMs se construyeron mediante el programa estadístico S-PLUS[®] 2000 (Mathsoft Inc., 1999).

3.4.2 Análisis Multivariante

Dada la naturaleza multivariante de los datos de composición de especies (cada especie es una variable respuesta), se recurrió a las técnicas de ordenaciones constreñidas⁴ para el contraste de hipótesis (ter Braak & Prentice 1988; Legendre & Anderson 1999; Luzuriaga y otros, 2002). La principal ventaja de estas técnicas multivariantes respecto a los clásicos análisis múltiples de la varianza (MANOVA) es que las ordenaciones multivariantes no tienen restricciones de la distribución ni tienen un límite máximo de especies que están implicadas (Verdonschot & ter Braak 1994).

La matriz de composición de especies, se compuso de los porcentajes de coberturas de 909 especies en 1175 parcelas para matorrales y las coberturas de 851 especies en las 581 parcelas para pastizales.

⁴ O también llamado ordenaciones canónicas.

Las matrices explicativas están compuestas por el mismo número de parcelas para los ambos biotipos, con 17 variables explicativas cada una. Estas variables explicativas se agruparon para dar lugar a cuatro 4 modelos para las comunidades de Matorral y otros 4 modelos para las de Pastizal: Topografía (3 variables), Sustrato (9 variables), Clima (3 variables) y Coordenadas UTM (2 variables); además fue construido un modelo completo que recoge todas las variables anteriores y un modelo reducido solo con las variables más significativas, igualmente planteados para las dos tipos de vegetación serial en cuestión.

La tabla 3 describe los modelos y variables utilizadas para explicar la composición de especies en Matorrales y Pastizales. Notar que las categorías de sustrato han sido ingresadas como formato Dummy⁵ y se han reducido para manejar un número práctico de variables explicativas. La reducción de 18 a 9 categorías de sustrato (ver Anexo tabla 9), se logró agrupando y sumando el valor nominal de los tipos de sustrato en grupos que contuvieran características geológicas comunes.

Nuestra hipótesis nula de partida (Ho) fue que no existió relación alguna diferente del azar entre la matriz de composición de especies y las matrices explicativas testadas.

Tabla 3. Variables explicativas incluidas en cada modelo constreñido tanto para los Pastizales como Matorrales

Factor	Matriz de constricción	Variable Explicativa	Medida
Ambiental	Topografía (3)	Altitud (m.s.n.m) Pendiente (Grados °) Exposición Solar (Coseno de la orientación)	Escalar
	Clima (3)	TMEDMIN, PANUALMI, ETPMAX	Escalar
	Sustrato (9)	Categorías (Litología): Arcillas, Areniscas, Cantos, Conglomerados, Flysch, Gravas, SSD, MargCal, yesos	Dummy
Coordenadas Geográficas	Coordenadas UTM (2)	Componentes: x(longitud) , y(Latitud)	Escalar

Abreviaturas: SSD (Sustrato Silíceos Duros: Esquistos, Granitos, Cuarcitas y Ofitas), MargCal (Margas, Calizas y Calcarenitas). UTM (Universal Transverse Mercator, sistema de coordenadas transversal de Mercator). TMEDMIN (Temperatura media mínima), PANUALMI (Precipitación anual mínima), ETPMAX (Evaporación Máxima)

El proceso de análisis comenzó con un DCA⁶ por segmentos y con rescalación lineal de los ejes que tiene la propiedad de que los ejes extraídos están escalados en unidades de desviación estándar (Hill & Gauch, 1980). Como la longitud del primer eje fue mayor de 4

⁵ Dummy: Variable binaria; 1 cuando una parcela encaja en una categoría y 0 cuando no.

⁶ O en inglés Detrended Correspondence Analysis

unidades de desviación estándar, indicó que existe una fuerte tendencia unimodal de los datos de respuesta tanto para las matrices de respuesta de matorrales como para pastizales, por lo tanto, como recomiendan Ter Braak & Smilauer (1998) se escogió el Análisis de Correspondencias Canónico o CCA⁷ en todas las ordenaciones posteriores. Los datos fueron transformados por medio de una raíz cuadrada y se ponderó el peso de las especies raras. La variación explicada por cada modelo constreñido fue expresada como el porcentaje de variabilidad total explicada VTE, medida análoga al coeficiente r^2 de regresión múltiple (Palmer 2009), y su significancia estadística fue evaluada con el test de permutaciones de Monte Carlo (1000 permutaciones) (ter Braak 1990; Legendre & Anderson 1999). Solo cuando P fue $< 0,05$ se consideró significativa la relación entre la composición de especies y variables explicativas, es decir que dicha relación no fue debida al azar. El programa estadístico utilizado en las ordenaciones multivariantes detectó aquellas muestras que tienen valores extremos en cuanto a las variables ambientales. Luego se consideró que las muestras que tuvieran más de 10 veces los valores promedios eran valores atípicos (outliers) y por lo tanto fueron eliminados de los análisis de forma iterativa.

Fue empleado el proceso de selección paso a paso hacia adelante o *Forward Stepwise* en el modelo CCA completo, con el objetivo de confeccionar un modelo reducido únicamente con las variables que fueron seleccionadas significativamente. También fue determinada la VTE para los modelos reducidos y su significancia con test de permutaciones de Monte Carlo. Por último, fue realizado una partición de la varianza con CCA (Luzuriaga & Olano 2007) para evaluar la importancia relativa de cada matriz ambiental después de ajustar la variabilidad de otros conjuntos de datos considerados como covariables. Este proceso llamado CCA parcial permitió determinar la variabilidad explicada por un grupo de variables significativas después de eliminar el efecto que produce un conjunto de covariables. También fueron agrupadas todas las matrices ambientales (clima, topografía y sustrato) en una sola matriz ambiental con el fin de comparar su efecto en la composición de especies con respecto a la matriz de coordenadas geográficas por medio de un CCA parcial.

Todas las ordenaciones fueron ejecutadas con el programa CANOCO[®] 4.5 para Windows (ter Braak & Cajo., 2006)

⁷ O en inglés Canonical Correspondence Analysis

4. RESULTADOS

4.1 Análisis Univariante

Las 13 variables explicativas utilizadas en los GLMs completos para modelizar los 3 tipos de diversidad α en matorrales, logran explicar una proporción de varianza (D^2) del 28,3 27,2 y 14, 1 % en la riqueza, diversidad de S-W y equitatividad de especies respectivamente (ver Tabla 4). La varianza explicada por los GLMs completos y reducidos, en general no difirieron marcadamente entre estos tres tipos de diversidad (9% de diferencia en la equitatividad), retenándose un número de variables explicativas en los modelos reducidos de: 5 para la riqueza, 5 para la diversidad de S-W y 4 para la equitatividad. Las variables más significativas fueron el cuadrado de la precipitación anual mínima (P^2) con un efecto negativo sobre la riqueza y diversidad de S-W (ver grafica 1a y 1d), e igualmente la precipitación anual mínima con un efecto negativo sobre la equitatividad (ver grafica 1e). El cuadrado de la temperatura media mínima (T^2), ejerce de igual forma un efecto negativo sobre la riqueza de especies (ver Tabla 4). Se observó que (T^2) tuvo un comportamiento “*humped*” o de joroba al explicar la riqueza (ver grafica 1c). La longitud, latitud y tipo de sustrato mostraron en general un efecto significativo en los 3 tipos diversidad α . Se observó que la exposición solar ejerce específicamente sobre la equitatividad.

En el caso de los pastizales, las 13 variables explicativas en los GLMs completos lograron explicar solamente un D^2 del 2,3 1,4 y 3,1 % para la riqueza, diversidad S-W y equitatividad respectivamente (ver Tabla 5). Únicamente fue retenida una sola variable significativa en cada uno de los 3 modelos reducidos, lo cual generó diferencias marcadas en la estimación del D^2 por los modelos completos y reducidos, sobre todo para la riqueza de especies (33,8 % de diferencia). Estas variables significativas fueron el tipo de sustrato que tienen un efecto significativo específicamente sobre la riqueza y diversidad de S-W. La mayor riqueza total de especies observada por parcela fue en aquellas donde el sustrato son calcarenitas, calizas, flysh y margas (ver Gráfica 1f). Con respecto a la latitud, se observó que tiene un efecto positivo pero más exclusivo sobre la equitatividad (ver Gráfica 1g).

En resumen, fue mucho mayor la variabilidad explicada por los GLMs para la riqueza y diversidad de especies en matorrales y es de destacar que el número de variables explicativas significativas fue mucho menor en los modelos reducidos para pastizales.

Tabla 4. GLMs (Familia Cuasi-verosimilitud y función de enlace identidad) para la Riqueza, Diversidad y Equitatividad de Matorrales en la comunidad de Navarra

Riqueza de Especies								
Modelo	Varianza	g. l.	D ²					
Nulo	66609,22	1174						
Varianza Residual								
Completo (12 var)	47255,32	1161	0,283848					
Reducido (5 var)	48939,52	1168	0,272401					
Variable Explicativa	Coefficiente	Error Estándar	t	Prob. t	g. l. Resid.	Varianza residual	F	D ² ajustado
Intercepto	-527,56920	76,9291	-6,857	1,1272E-11				
P ²	-0,0000021	0,0000012	-1,675	9,4035E-02	1173	55285,340	275,71***	0,170
LATITUD	0,00011	0,00002	6,613	5,7022E-11	1172	51547,340	91,01***	0,226
LONGITUD	0,00006	0,00001	7,633	4,7073E-14	1171	49301,970	54,67***	0,260
SUSTRATO	0,07349	0,03167	2,320	2,0488E-02	1170	48906,390	9,63**	0,266
T ²	-0,174193	0,03221	-2,868	4,1955E-03	1168	48258,340	9,74**	0,032
Diversidad (S-W)								
Modelo	Varianza	g. l.	D ²					
Nulo	46,12197	1174						
Varianza Residual								
Completo (12 var)	34,01344	1165	0,272721					
Reducido (5 var)	34,10925	1169	0,261459					
Variable Explicativa	Coefficiente	Error Estándar	t	Prob. t	g.l. Resid.	Varianza residual	F	D ² ajustado
Intercepto	-8,8884	1,99E+00	-4,453	9,248E-06				
P ²	-7,776E-08	2,68E-05	-2,89	3,835E-03	1173	36,82084	320,8***	0,202
LATITUD	1,216E-06	1,88E-07	6,44	1,656E-10	1172	35,70510	38,5***	0,226
LONGITUD	1,987E-06	4,21E-07	4,71	2,730E-06	1171	34,81706	30,6***	0,245
SUSTRATO	0,00396	8,21E-04	4,82	1,570E-06	1170	34,11598	24,2***	0,260
Equitatividad								
Modelo	Varianza	g. l.	D ²					
Nulo	7,86824	1174						
Varianza Residual								
Completo (12 var)	6,688407	1161	0,141908					
Reducido (4 var)	6,836045	1170	0,1289587					
Variable Explicativa	Coefficiente	Error Estándar	t	Prob. (t)	g. l. Resid.	Varianza Residual	F	D ² ajustado
Intercepto	-1,4533420	0,82146	-1,7692	7,712E-02				
PANUALMI	-0,0000651	0,00001	-6,2555	5,539E-10	1173	7,1789	118,50***	0,088
SUSTRATO	0,0017757	0,00037	4,7915	1,867E-06	1172	7,0224	26,90***	0,107
EXPOSICION	0,0126352	0,00305	4,1374	3,763E-05	1171	6,9092	19,45***	0,122
LONGITUD	0,0000003	8,39E-08	3,0870	2,069E-03	1170	6,8360	12,58***	0,134

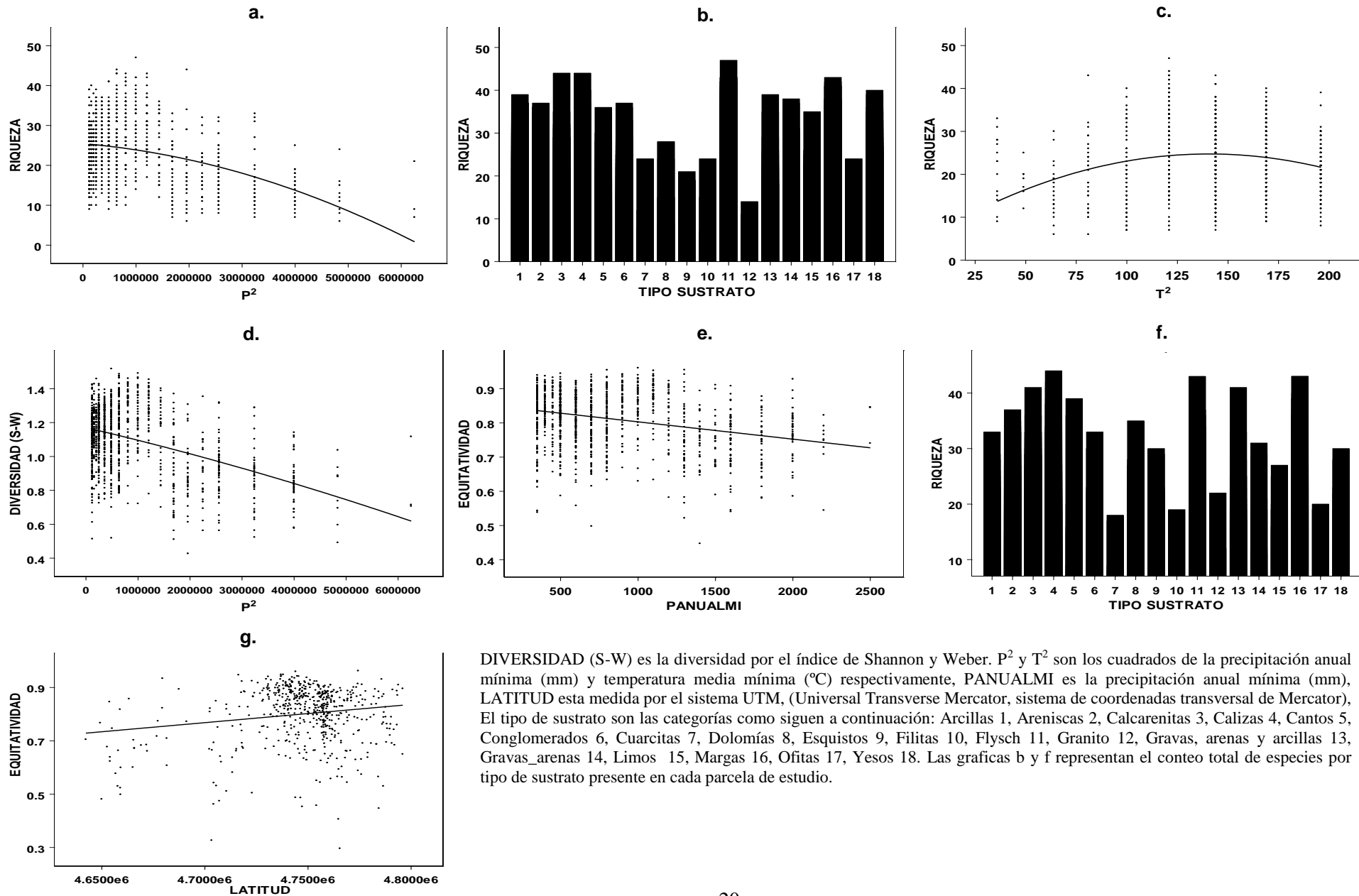
El modelo completo contiene las 12 variables explicativas usadas para los GLMs (ver Tabla 2). La selección de variables explicativas para el modelo reducido fue llevada a cabo por el proceso de forward stepwise. El valor t es del estadístico t-test para evaluar la significancia de los coeficientes, Prob. (t) es el valor P del t-test, Resid. g. l. son los grados de libertad residuales. Los test F y chi-cuadrado fueron usados para evaluar si las variables seleccionadas explican una fracción significativa de la varianza*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; n.s no significativo. P es el valor del test chi-cuadrado. D² es la medida de bondad de ajuste y fue ajustado como en Guisan y colaboradores (2000). S-W es el Índice de diversidad de Shannon & Weaver. P² y T² son los cuadrados de la precipitación anual mínima (mm) y temperatura media mínima (°C) respectivamente, PANUALMI es la precipitación anual mínima (mm), La LONGITUD y LATITUD están medidas en el sistema UTM, (Universal Transverse Mercator, sistema de coordenadas transversal de Mercator).

Tabla 5. GLMs (Familia Cuasi-verosimilitud y función de enlace identidad) para la Riqueza, Diversidad y Equitatividad de Pastizales en la comunidad de Navarra

Riqueza de Especies								
Modelo	Varianza	g. l.	D ²					
Nulo	29588,57	580						
Varianza Residual								
Completo (12 var)	28352,78	568	0,023241					
Reducido (1 var)	29133,43	579	0,015382					
Variable Explicativa	Coficiente	Error Estándar	t	Prob. t	g. l. Resid.	Varianza residual	F	D ² ajustado
Intercepto	121,393	53,0	2,29	0,0223				
SUSTRATO	0,18299	0,05623	3,25	0,0012	579	29133,43	9,18**	0,0154
Diversidad (S-W)								
Modelo	Varianza	g. l.	D ²					
Nulo	26,73805	580						
Varianza Residual								
Completo (12 var)	25,88578	571	0,014944					
Reducido (1 var)	26,06141	577	0,015181					
Variable Explicativa	Coficiente	Error Estándar	t	Prob. t	g.l. Resid.	Varianza residual	F	D ² ajustado
Intercepto	-1,273770	1,59692	-0,797	0,4254				
SUSTRATO	0,005006	0,00169	2,969	0,0031	579	26,3322	8,99**	0,0152
Equitatividad								
Modelo	Varianza	g. l.	D ²					
Nulo	6,60774	580						
Varianza Residual								
Completo (12 var)	6,280082	571	0,0313754					
Reducido (1 var)	6,331208	577	0,0282435					
Variable Explicativa	Coficiente	Error Estándar	t	Prob. (t)	g. l. Resid.	Varianza Residual	F	D ² ajustado
Intercept	-2,3275	0,78653	-2,9593	0,0028				
LATITUD	0,0000007	1,66E-07	3,9262	0,00008	579	6,4211	17,0***	0,0282

El modelo completo contiene las 9 variables explicativas usadas para los GLMs (ver Tabla 1). La selección de variables explicativas para el modelo reducido fue llevada a cabo por el proceso de forward stepwise. El valor t es del estadístico t-test para evaluar la significancia de los coeficientes, Prob. (t) es el valor P del t-test, Resid. g. l. son los grados de libertad residuales. Los test F y chi-cuadrado fueron usados para evaluar si las variables seleccionadas explican una fracción significativa de la varianza *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; n.s no significativo. D² es la medida de bondad de ajuste del modelo y fue ajustado como en Guisan y colaboradores (2000). S-W es el Índice de diversidad de Shannon & Weaver, LATITUD esta medida en el sistema UTM, (Universal Transverse Mercator, sistema de coordenadas transversal de Mercator)

Gráfica 1. Valores de riqueza diversidad de S-W y equitatividad, respecto a las variables explicativas más significativas incluidas en los GLMs para los matorrales (a, b, c, d, e) y pastizales (f y g)



DIVERSIDAD (S-W) es la diversidad por el índice de Shannon y Weber. P^2 y T^2 son los cuadrados de la precipitación anual mínima (mm) y temperatura media mínima ($^{\circ}$ C) respectivamente, PANUALMI es la precipitación anual mínima (mm), LATITUD esta medida por el sistema UTM, (Universal Transverse Mercator, sistema de coordenadas transversal de Mercator), El tipo de sustrato son las categorías como siguen a continuación: Arcillas 1, Areniscas 2, Calcarenitas 3, Calizas 4, Cantos 5, Conglomerados 6, Cuarcitas 7, Dolomías 8, Esquistos 9, Filitas 10, Flysch 11, Granito 12, Gravas, arenas y arcillas 13, Gravas_arenas 14, Limos 15, Margas 16, Ofitas 17, Yesos 18. Las graficas b y f representan el conteo total de especies por tipo de sustrato presente en cada parcela de estudio.

4.2 Análisis Multivariante

Los modelos CCA completos usando las 17 variables explicativas, reportaron una VTE del 6 % para Matorrales y del 5,71 % para Pastizales. Por otra parte, los modelos de clima sustrato y topografía fueron significativos a la hora de explicar la composición especies en los matorrales, aunque explicaron pequeñas porciones de la varianza. En el caso de los pastizales, solamente el modelo sustrato fue significativo (Tabla 6b). El modelo de coordenadas geográficas explicó significativamente en torno al 2% de la varianza en la composición de especies para ambos tipos de vegetación.

Tabla 6. Resultados de los CCA para la explicación de la composición de cobertura de especies en Matorrales y Pastizales de la Comunidad Foral de Navarra.

a. Matorrales							
Matriz de restricción	λ_1	λ_2	λ_3	Inercia Total	Σ cons	VTE %	Test de Monte Carlo F-ratio
Clima (3 variables)	0,662	0,239	0,080	35,674	0,981	2,75	11,017 **
Sustrato (9 variables)	0,360	0,293	0,105	35,415	0,945	2,67	11,017 **
Topografía (3 variables)	0,372	0,067	0,052	34,485	0,495	1,42	5,566 **
Coord. Geo. (2 variables)	0,588	0,118	0,654	35,649	0,706	1,98	11,837 **
Completo (17 variables)	0,702	0,400	0,233	34,485	2,139	6,00	4,562 **
Reducido (15 variables)	0,698	0,403	0,185	34,485	2,046	5,93	4,811 **
b. Pastizales							
Matriz de restricción	λ_1	λ_2	λ_3	Inercia total	Σ cons	VTE %	Test de Monte Carlo F-ratio
Clima (3 variables)	0,074	0,061	0,050	35,727	0,185	0,52	1.000 n.s
Sustrato (9 variables)	0,282	0,225	0,116	34,551	0,819	2,41	2,274 **
Topografía (3 variables)	0,076	0,058	0,051	35,734	0,189	0,53	0,995 n.s
Coord. Geo. (2 variables)	0,605	0,220	0,594	35,727	0,825	2,31	6,832 **
Completo (17 variables)	0,629	0,242	0,210	35,734	2,042	5,71	10,06 **
Reducido (8 variables)	0,626	0,238	0,209	35,347	1,652	4,67	2,765 **

λ_1 , λ_2 , λ_3 son los valores propios correspondientes de los ejes extraídos en las ordenaciones CCA. La Inercia Total es una medida de la cantidad total de la varianza en la Matriz de Composición de especies. Σ cons es la suma de todos los ejes constreñidos o traza, y por tanto la variabilidad explicada por la matriz constreñida. La variabilidad total explicada (VTE %) por cada matriz de restricción corresponde a la relación entre Σ cons y la Inercia Total. El estadístico F-ratio y P la significancia del modelo ($P < 0,05$) de cada matriz se calcula mediante el test de Monte Carlo con 1000 permutaciones. Notar que los valores de λ_3 para el modelo Coordenadas Geográficas (Coord. Geo) no son constreñidos ya que esta matriz consta de dos únicas variables explicativas. Igualmente observar que varía la Inercia Total, esto es debido a que fueron retirados muestras con valores anómalos en todas las ordenaciones salvo en el modelo de Coord. Geo. *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$; n.s no significativo.

Tras la selección de variables por el proceso de *Forward Stepwise* se formularon los modelos reducidos, que en matorrales incluyeron 15 variables (ver Tabla 7a). Las variables relacionadas con el clima (Precipitación anual mínima y latitud) fueron las que mayor varianza explicaron en la composición de los matorrales. El tipo de sustrato que más afectó a la composición de matorrales fue el sustrato yesoso. Para los pastizales, 8 variables fueron ingresadas para construir el modelo reducido (ver Tabla 7b). La latitud y longitud fueron las variables que más varianza explican en pastizales, seguidas del sustrato, sobre todo, arcillas y sustratos silíceos duros (ver Tabla 7a). Es de destacar que la precipitación anual mínima

explicó un 65% de la variabilidad en la composición de matorrales en contraposición con o observado en pastizales en donde no fue seleccionada.

Tabla 7. Selección de variables por el proceso de Forward Stepwise para los modelo CCAs completos
a. Matorrales **b. Pastizales**

Variable	Lambda A	F	P	Variable	Lambda A	F	P
PANUALMI	0,65	22,3	0,001	LATITUD	0,61	9,94	0,002
LATITUD	0,24	8,12	0,001	LONGUITUD	0,22	3,69	0,002
ALTITUD	0,22	7,72	0,001	ARCILLAS	0,15	2,55	0,002
YESOS	0,16	5,65	0,001	SSD	0,14	2,26	0,002
TMEDMIN	0,13	4,49	0,001	GRAVAS	0,11	1,73	0,002
LONGUITUD	0,10	3,55	0,001	ARENISCAS	0,10	1,64	0,002
SSD	0,09	2,87	0,001	EXPOSICIÓN	0,08	1,25	0,002
ARENISCAS	0,07	2,72	0,001	MARGCAL	0,09	1,56	0,002
EXPOSICIÓN	0,08	2,62	0,001	-	-	-	-
PENDIENTE	0,06	2,28	0,001	-	-	-	-
FLYSH	0,06	2,08	0,001	-	-	-	-
MARGCAL	0,06	2,05	0,001	-	-	-	-
GRAVAS	0,05	1,66	0,002	-	-	-	-
ARCILLAS	0,04	1,45	0,003	-	-	-	-
ETPMAX	0,04	1,37	0,001	-	-	-	-

Las tablas a y b son un ranking de la variabilidad explicada por las variables ambientales tras un proceso de selección de variables paso a paso y hacia delante. Las variables seleccionadas significativamente se introdujeron para la construcción del modelo reducido. Lambda-A es la cantidad de varianza que puede explicar la variable. P-valor da el nivel de significancia de la variable ($P < 0.01$) a partir del test de Monte Carlo (1000 permutaciones). F es el estadístico F-ratio calculado de los datos observados. SSD Sustratos de Sílice duros Esquistos, Granitos, Cuarzitas y Ofitas, MARGCAL Margas, Calizas y Calcarenitas. TMEDMIN es la temperatura media mínima ($^{\circ}\text{C}$), PANUALMI es la precipitación anual mínima (mm), ETPMAX es la evapotranspiración máxima (mm).

El resultado de los modelos reducidos muestra una pequeña caída de la VTE tanto para matorrales como para pastizales (ver Tabla 8a y 8b).

Tabla 8. Resumen de la selección de variables de los modelos CCA completos y Caída de VTE en el modelo reducido para las comunidades de Matorrales y Pastizales en Navarra.

	a. Matorrales	b. Pastizales
Modelo Completo	17 variables	
Σ cons	2,139	2,042
VTE	6,00	5,71
F-ratio	4,562	10,01
P	0,001	0,001
Modelo Reducido	16 variables	11 variables
VTE	5,93	4,67
Caída de la VTE	0,07	1,04
F-ratio	4,81	6,832
P	0,001	0,001

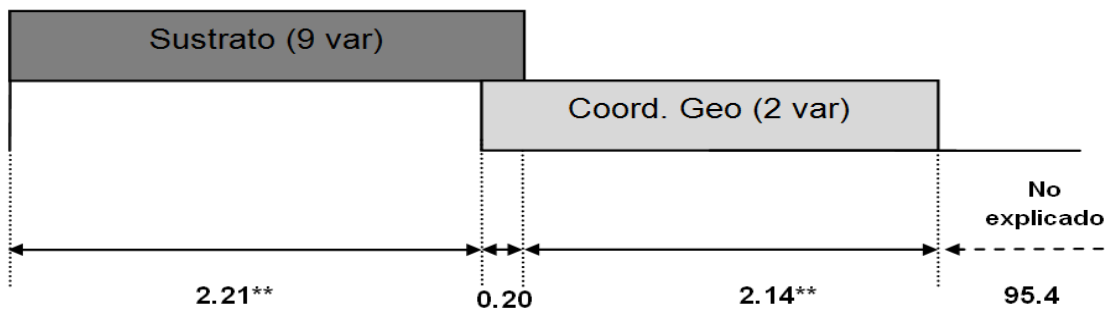
VTE es la variabilidad total explicada. La caída de la VTE expresa la deferencia entre la VTE del modelo completo incluyendo todas las variables y la VTE del modelo reducido. P es el nivel de significancia del modelo, F-ratio es el estadístico utilizado en el test de Monte Carlo (1000 permutaciones). Σ cons es la suma de todos los ejes constreñidos, ej. La medida de la variabilidad explicada por cada modelo constreñido.

La partición de la varianza por CCAs parciales para pastizales muestra que los modelos sustrato y coordenadas geográficas tienen en gran medida un efecto casi independiente sobre la composición de especies (solapamiento de VTE 0,20%, ver Grafica 2).

Los resultados de los CCAs parciales con la composición específica de matorrales muestran que como mucho el solapamiento entre los modelos explicó el 1% de la variabilidad total (Gráfica 3a-f). A pesar de que estos modelos explicaron una fracción muy pequeña de la variabilidad total, todavía siguieron siendo significativos, incluso tras eliminar el efecto del solapamiento entre conjuntos de variables fijadas como covariables. Se destaca también que un tercio de la variabilidad por el conjunto completo de variables ambientales se solapa con sus coordenadas geográficas (ver Grafica 3g).

De igual forma en la ejecución de los CCAs parciales fueron eliminados muestras con valores anómalos de forma iterativa lo cual produjo igualmente un leve diferencia en la variabilidad o inercia total.

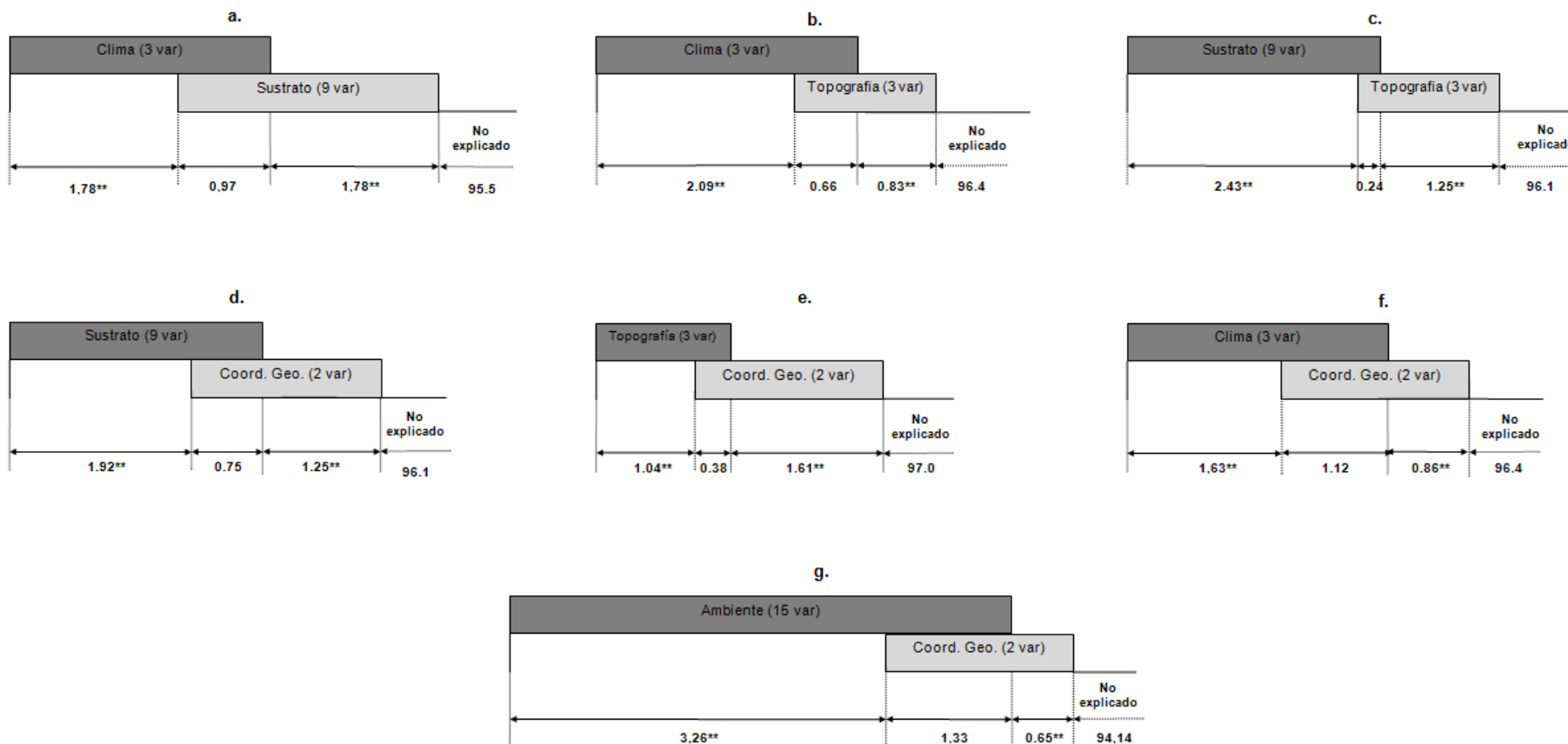
Grafica 2. Porcentaje de variabilidad en la composición de especies de Pastizales explicada por cada uno de los modelos constreñidos y solapamiento de la varianza por medio de CCAs parciales.



Solo las 9 variables de la matriz Sustrato y 2 de Coordenadas Geográficas fueron utilizadas por ser seleccionadas significativamente en el Forward Stepwise. La significancia de la VTE fue evaluada por el test de Monte Carlo con 999 permutaciones. La varianza compartida o solapamiento se muestra como el espacio que comparten las barras que describen los modelos. En los CCAs parciales también fue necesaria la sustracción de muestras con valores anómalos. ** $P \leq 0.001$.

En resumen se encontró que los modelos CCA explican proporciones de varianza muy pequeñas en la composición de especies tanto en pastizales como en matorrales. En pastizales fue mucho menor la variabilidad explicada que con respecto a matorrales, pese a esto, muchas de las variables utilizadas siguen siendo significativas.

Grafica 3. Porcentaje de variabilidad en la composición de especies de Matorrales explicada por cada uno de los modelos constreñidos y solapamiento de la varianza por medio de CCAs parciales.



Todas las 15 variables ambientales, 3 Climáticas, 9 de Sustrato, 3 de topografía y 2 de Coordenadas Geográficas (Coord. Geo.) fueron usadas. Las variables ambientales fueron agrupadas en el modelo ambiente (Figura g.). La significancia de la VTE de cada modelo fue evaluada con un test de Monte Carlo con 1000 permutaciones. La varianza compartida o solapamiento se muestra como el espacio común entre las barras que describen los modelos. En los CCAs parciales también fue necesario la sustracción de muestras con valores anómalos. En todos los CCAs parciales los datos en la Matriz de especies fueron reemplazados por la transformación de raíz cuadrada. ** $P \leq 0.001$.

5. DISCUSION

A partir de los resultados de los modelos estadísticos propuestos, se infiere que las fuerzas determinantes en la composición y diversidad de especies de matorrales a nivel regional en Navarra son en primer lugar factores que actúan a gran escala como el clima y posición geográfica y en segundo lugar factores con influencia local como el tipo de sustrato y la topografía (ver resultados Tablas 4, 5 y 7). En pastizales fue observada una respuesta muy diferente, los principales factores que determinaron su composición y diversidad son la posición geográfica en primer lugar y seguido del tipo sustrato. En este sentido nuestros resultados confirman la hipótesis planteada acerca del efecto jerárquico de estos factores ambientales sobre la diversidad y composición de especies a una escala de trabajo regional. Lo que ratifica lo expuesto por Kallimanis y otros (2009) sobre factores a gran escala como el clima y gradientes geográficos (latitud y longitud), sean reconocidos como los aspectos más importantes en los análisis a escala continental y regional, mientras que estos se convierten en menos relevantes o inclusive insignificantes en la medida en que la escala de trabajo se hace local.

En general, según lo observado por los modelos estadísticos propuestos, la varianza explicada fue relativamente baja en matorrales y pastizales (En CCAs VTE < 6% y en GLMs D^2 < 28%), y estos dos tipos de vegetación serial no respondieron a los mismos factores ecológicos, ni en la misma intensidad. Los matorrales fueron mucho más sensibles a la variación ambiental y geográfica que los pastizales. De esta forma los resultados están acorde con la segunda hipótesis planteada del estudio, confirmando que los matorrales y pastizales por presentar fisonomías y estructuras diferenciadas, responden idiosincráticamente ante las condiciones de su entorno.

En los matorrales de Navarra la composición y diversidad de especies está afectada principalmente por 4 factores que son en orden de importancia: i) precipitación anual mínima, ii) Longitud y latitud y iii) tipo de sustrato y iv) topografía. A nivel de pastizales solo son dos los factores que afectan las especies, y fundamentalmente son: i) latitud y longitud, ii) tipo de sustrato.

La precipitación es un factor climático que controla la composición y estructura de la vegetación a través de la regularidad y cantidad de agua líquida de la que se dispone (Margalef, 1993). Múltiples estudios han mostrado una positiva relación entre la riqueza de especies vegetales y la disponibilidad de agua en plantas (Richerson & Lum 1980; Knight y

otros, 1982; Currie & Paquin 1987; Gentry 1988; Leathwick y otros, 1998, Pausas y otros, 2003). Mas sin embargo, nuestros resultados muestran que la precipitación ejerce un efecto negativo sobre la diversidad de matorrales (Riqueza e Índice de Shannon & Weaver), que es mejor explicada con el término cuadrático de la precipitación anual mínima (Dodson y otros, 2000, Pausas & Austin 2001), y que se responde al segmento parcial de una curva unimodal o de forma de joroba (ver Gráfica 1c). Una posible explicación al fenómeno observado, podría ser lo planteado por Grime (1979) y Huston (1994), que sugieren que un aumento en recursos, como la precipitación, podría reducir la diversidad de especies a través de la exclusión competitiva: las especies mejor adaptadas a altas condiciones de recursos, limitan y controlan los recursos de forma que las especies menos competitivas son excluidas y desaparecen localmente, aunque los precisos procesos por los cuales suceden estos fenómenos siguen siendo aún controvertidos.

En esta misma línea, muchos estudios de riqueza de especies en relación al entorno medioambiental, identifican una curva *humped-shape*⁸ para explicar la relación de gradientes de productividad, donde esta es usualmente ingresada como función de una variable ambiental (Abrams, P, 1995 Pausas & Austin, 2001, Mittelbach y otros, 2001). En nuestro estudio fue significativo la variable ambiental T^2 (cuadrado de la temperatura media mínima) explicando la riqueza de especies en matorrales (ver Grafica 1c). Una interpretación a este fenómeno es que una relación cuadrática sugiere que temperaturas extremas tienen un efecto negativo en la riqueza, lo cual indica que existe un punto de temperatura óptimo o donde la riqueza se hace máxima. Es en este punto en el cual puede ubicarse la zona transición mediterránea-eurosiberiana, propiciando el pico máximo de riqueza de especies por el solapamiento de ambas zonas generando un ecotono.

A nivel de composición específica en la frontera biogeográfica mediterránea-eurosiberiana en Navarra, el factor clima a través de la precipitación anual mínima, altitud y la latitud, tiene un efecto significativo sobre los matorrales; en pastizales, se observó que son más sensibles a los gradientes geográficos de altitud y latitud. Este resultado se ajusta al menos en parte a los estudios de Moreno y otros (1990) en el norte de España, en el cual concluyeron que existe una estrecha relación entre el clima y la vegetación, específicamente en la frontera biogeográfica mediterránea-eurosiberiana.

⁸ O curva en forma e joroba (Respuesta unimodal de la riqueza ante un gradiente ambiental o de productividad)

Peralta y otros (2000) estudiaron el efecto que tiene el gradiente de precipitación sobre la composición de especies de matorrales basófilos en Navarra mediante un análisis FSO⁹, aproximación diferente a las técnicas convencionales de ordenaciones constreñidas de datos de vegetación. A partir de sus resultados se encontró que los factores que influyen en los aportes de agua a escala regional están determinados principalmente por la precipitación, mientras que a escala local, es la topografía la que controla la disponibilidad agua, por su influencia en la temperatura del aire, suelo y tasas de evapo-transpiración, así como en la dinámica de flujos de agua, insolación, detención y derretimiento de nieve. Estos resultados están en acuerdo con los del presente estudio, confirmando la precipitación como el principal factor que afecta a la vegetación en el valle del Ebro (Rivas-Martínez y otros, 1991; Loidi y otros, 1997), en especial los matorrales basófilos de Navarra, usualmente se situados en suelos poco profundos, haciéndolos muy sensibles a los cambios de precipitación (Peralta & Olano, 2001).

Nuestros resultados también confirman lo planteado por Peralta & Olano (2006) en los estudios de sectorización fitoclimática de Navarra. Los investigadores observaron que el clima es el factor más determinante que origina la aparición de diversas series y tipos de vegetación, a través de gradientes geográficos: uno de norte a sur debido a la disminución de precipitaciones y el aumento de la sequía estival, y el segundo de oeste a este relacionado con el incremento de la continentalidad. La vegetación responde a estos gradientes climáticos con un importante recambio florístico, que se manifiesta tanto a nivel de especies, como de formas funcionales (Olano, 1995). Al observar este recambio de la vegetación serial a lo largo de los complejos gradientes geográficos costa-interior y aridez-humedad en Navarra (ver Anexo 9), da como resultado un marco de variación ecológica muy marcada en todos los tipos de vegetación, pero especialmente en las formaciones arbustivas y herbáceas (Olano et al., 2000). Lo anterior también es validado por nuestros resultados, en los que se halla muy significativo el efecto de la latitud y longitud sobre pastizales en primer lugar y en segundo lugar para matorrales.

El tipo de sustrato geológico como medida indirecta de la heterogeneidad ambiental, fue asumida como un sustituto del tipo de suelo, cuyo efecto es directo sobre la disponibilidad de agua y nutrientes para el crecimiento vegetal (Austin & Smith, 1989; Thuiller, 2003). En este sentido, el tipo de sustrato mostró un efecto tanto significativo como diferencial en la

⁹ Fuzzy Set ordination (Ordenaciones de conjuntos borrosos o nebulosos)

diversidad y composición de especies para ambos tipos de vegetación estudiados, cuyas mayores divergencias se dieron para matorrales sobre sustratos yesosos y para pastizales sobre sustratos arcillosos y silíceos. A nivel de diversidad, la única variable ambiental que mejor explica este atributo es precisamente el tipo de suelo, sugiriendo la gran importancia que este factor que puede tener en la estructuración de las comunidades de pastizales. Estudios regionales como los de Ohmann & Spies, (1998), Fairbanks & McGwire (2000), Bayenas & Samuel (2002), encuentran un efecto significativo del material parental sobre las especies, en nuestro estudio, vemos que el efecto de esta variable juega un papel secundario explicando la composición y diversidad de especies, confirmando de esta manera nuestra primera hipótesis planteada acerca del efecto jerárquico que tiene el ambiente sobre las especies.

Por otro lado, la escala a la que las variables independientes y dependientes se miden, y la forma en que están especificadas para el análisis, puede influir fuertemente en las relaciones que son halladas (Cushman & McGarigal, 2004). La diversidad y composición de especies como variables dependientes, están ligadas a la escala (Magurran 1998); así, la escala a la cual los factores son estudiados necesitan ser definidos (Whitteaker y otros 2001, Gonzales & Deconchat, 2009). Si bien estudios a gran escala ($>2500 \text{ km}^2$) que incluyen amplios rangos de variación ambiental y geográfica, generalmente tienen un gran poder explicativo (Grytnes y otros, 1999; Lobo & Castro, 2001), nuestros resultados para un área de 10392 km^2 y teniendo en cuenta factores que actúan a gran escala, muestran una escasa capacidad explicativa de la varianza en función de los modelos estadísticos propuestos (CCAs y GLMs). Más sin embargo es de destacar que muchas variables explicativas usadas pese a su baja capacidad explicativa en los modelos, siguen siendo estadísticamente significativas en controlar la composición y diversidad de especies.

En general los modelos GLM explican mucha más proporción de varianza que los modelos basados en CCAs. Lo anterior puede ser interpretado por el hecho de que los mecanismos que controlan la composición de las especies son muchos más complejos que los que controlan la riqueza de especies. Este resultado está de acuerdo con lo expuesto con Ozinga y otros (2005), en el que concluyen que la composición de especies es más difícil de explicar que la diversidad de especies, ya que requiere un conocimiento específico de la naturaleza de todo el pool de especies a ser estudiadas (Klimedia y otros, 2007). En este mismo sentido, es común encontrar en modelos de ordenaciones constreñidas, sobre todo

en datos de composición de especies, una gran cantidad de variabilidad no explicada (Okland, 1999). Una posible respuesta a la escasa variabilidad explicada en los CCAs del presente estudio, podría ser debida a que no han sido tomadas en cuenta variables explicativas no-espaciales, o puede ser simplemente atribuible a la falta de ajuste de los datos de las matrices explicativas al modelo de respuesta (Okland, 1999). Por otro lado, un gran número de parcelas de muestreo, incluyen igualmente un gran número de especies raras, que consecuentemente incrementan el total de variación en las matrices de respuesta, y por ende su presencia es poco probable que pueda ser explicada por variables ambientales, disminuyendo de esta forma la varianza explicada por los modelos CCA (Ohmann & Spies, 1998).

A nivel de diversidad de especies, Kallimanis y otros, (2007) proponen que este atributo de las comunidades sería mejor explicado usando modelos de regresión en árbol¹⁰ que con modelos de regresión múltiples como los GLMs. Estos modelos de regresión en árbol tienen en cuenta la estructura jerárquica del efecto de factores ambientales a gran escala y locales sobre la diversidad, como la encontrada en el presente estudio, y por ende lo harían más apropiado en explicar una mayor proporción de varianza en la relación diversidad-ambiente en Navarra.

Otra interpretación a la escasa capacidad explicativa de los modelos, vendría dada por una gran cantidad de variabilidad a ser explicada en las matrices de respuesta dado el amplio contraste biogeográfico de Navarra que da como resultado un universo de variación florística muy considerable. Esta gran variación en la respuesta de las especies vegetales demanda una serie de parámetros de considerable resolución y amplia capacidad explicativa dada la riqueza vegetal de la zona. Una solución plausible sería dividir toda esa variación vegetal a ser explicada en estudios subregionales, es decir a nivel de comarcas, con el fin de aumentar la resolución de las variables explicativas a una escala de trabajo mucho más pequeña y de esta forma incrementar la variabilidad explicada en los modelos estadísticos.

En general, otras fuentes de errores que pueden contribuir de manera indirecta a la escasa variabilidad explicada por los modelos podrían ser debido a errores de registro en la

¹⁰De la terminología anglosajona: Regresión tree models

asignación de valores ambientales a cada parcela de muestreo en las operaciones analíticas de los SIG o errores en la toma de datos de campo.

Teniendo en cuenta una escala regional, proponemos entonces a la luz de nuestros resultados, que factores temporales no medidos tanto antrópicos como naturales (procesos evolutivos, dispersión de especies y migraciones), estarían explicando en mayor proporción la actual composición y diversidad de los dos tipos de vegetación serial estudiados que los factores ambientales. Factores como el legado histórico en el uso del suelo, deben ser tenidos en cuenta en un contexto regional fuertemente humanizado como lo es Navarra, donde los fenómenos de sucesión pertenecen en su práctica totalidad a la sucesión secundaria (Loidi & Bascones, 2007). Por tanto es de esperar que la actual composición y diversidad en pastizales sea mejor explicada por factores históricos, posiblemente por ser este más sensible a perturbaciones exógenas como la presión del pastoreo (McIntyre & Lavorel, 2001) o el uso agrícola que puede dejar un legado de al menos 1700 años en la estructura de una comunidad vegetal (Dupouey y otros, 2002).

Por último, a partir de nuestros hallazgos, en los que la precipitación se perfila como la primera fuerza ambiental que impacta a matorrales y pastizales en Navarra, pretendemos aportar nuevas ideas para la formulación de modelos predictivos de distribución en un contexto actual y de cambio climático con base a dicho parámetro. Esto con el fin de generar herramientas de gestión y conservación de la biodiversidad a nivel regional para la alerta temprana o identificación de puntos de riesgo más sensibles a las variaciones de precipitación.

6. CONCLUSIONES

- Existe un efecto jerárquico de factores ambientales a gran escala y a escala local que controlan la diversidad y composición de matorrales y pastizales en Navarra. En nuestro trabajo el clima y la posición geográfica tienen un papel primario y sustrato y topografía juegan un papel secundario.
- Los dos tipos de vegetación serial estudiados respondieron diferencialmente a factores ambientales, siendo más sensibles a las condiciones climáticas de precipitación los matorrales más que los pastizales.
- La precipitación anual mínima, latitud, longitud y tipo de sustrato como los yesos y los sustratos de silíceos duros fueron las variables explicativas más significativas impactando tanto la composición como la diversidad de especies, aunque con una limitada capacidad de explicación de la varianza.
- En general, pese a la escasa variabilidad explicada en los modelos CCA y GLM, se sugiere que son otros los factores, como el legado histórico natural o antrópico los que estarían ejerciendo un mayor control en el ensamblaje de las comunidades.

BIBLIOGRAFIA

Abrams, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76:2019-2027.

Alcaraz J. 2009. Vegetación y tipos de hábitats de interés en la Unión Europea, Tema 3: “El método fitosociológico” Universidad de Murcia. Disponible en: www.um.es/docencia/geobotanica/ficheros/tema13.pdf

Austin, M.P. & Smith, T.M. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83, 35-47.

Benayas J., Scheiner S. 2002. Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: Patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science* 13: 245-258, 2002

Bray, R.J. and Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monographs*, 27, 325-49.

Collins RJ, Carson WP. 2004. The effects of environment and life stage on *Quercus* abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? *For Ecol Manage* 201:241–258.

Currie, D.J. & Paquin, V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326-327.

Cushman S. & McGarigal K., 2004. Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos* 105: 117-124

Davison, A.C., 2001. Biometrika centenary: theory and general methodology. *Biometrika* 88, 13_/52.

Díaz González, T. E. 2004. Pasado, presente y futuro de la Fitosociología española. *Lazaroa* 25: 3-13.

Dodson, S. I., S. E. Arnott, and K. L. Cottingham. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81:2662-2679.

- Dupouey JL, Dambrine E, Laffite JD, Moares C. 2002.** Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83:2978-2984.
- Ferrier, S. 2002.** Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? *Syst Biol* 51:331-363.
- Gentry, A.H. 1988.** Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 75: 1-34.
- Giménez-Benavides, A. Escudero y F. Pérez-García. 2005.** Seed germination of high mountain Mediterranean species: altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecol Res* 20: 433–444.
- Gonzalez M., Deconchat M., Balent G., 2009.** Woody plant composition of forest layers: the importance of environmental conditions and spatial configuration. *Plant Ecol* 201:305-318.
- Grytnes JA, Birks HJB, Peglar SM. 1999.** Plant species richness in Fennoscandia: evaluating the relative importance of climate and history. *Nordic J Bot* 19:489-503.
- Guisan A., Edwards T., Hastie T., 2002.** Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157: 89-100.
- Guisan A., Edwards T., Hastie T., 2002.** Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157, 89-100.
- Guisan A., Stuart Weiss & Andrew D. Weiss., 1999.** GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* 143: 107-122.
- Guoqing L. , Xiaoan W., Hua G., Zhihong Z. 2008.** Effects of ecological factors on plant communities of Ziwuling Mountain, Shaanxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 28(6), 2463-2471.
- Grime, J.P. 1979.** *Plant strategies and vegetation processes.* J. Wiley & Sons, Chichester.

Hill, M.O. and H.G. Gauch, Jr. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.

Huston, M. A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge Univ. Press

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. CoM Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 22, 415-27.

Kallimanis A., Ragia V., Sgardelis S., Pantis J. 2007. Using regression trees to predict alpha diversity based upon geographical and habitat characteristics. *Biodivers Conserv* 16:3863–3876

Klimeka S., Richter A., Hofmannb M., and Isselsteinb J. 2007. Plant species richness and composition in managed grasslands: The relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation* 134: 559-570.

Knight, R.S., Crowe, T.M. & Siegfried, W.R. 1982. Distribution and species richness of trees in southern Africa. *J. S. Afr. Bot.* 48: 455-480.

Krebs, Charles J. 2001. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Prentice Hall, 5^a Edición. 715 pag.

Laughlina D., Abellab S., 2007. Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests. *Ecological modeling*, 205: 231–240.

Leathwick, J.R. 1998. Are New Zealand's Nothofagus species in equilibrium with their environment? *J. Veg. Sci.* 9: 719-732.

Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399-418.

Lobo j., Castro I., 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 233–253.

- Loidi J., Báscones J., 2006.** Memoria del Mapa de Series de Vegetación de Navarra. Esc 1:200.000. Gobierno de Navarra Departamento de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio y Vivienda. Disponible en: <http://www.navarra.es>; <http://idena.navarra.es>
- Loidi, J. & Báscones J.C. 1995.** Memoria del mapa de series de vegetación de Navarra. Gobierno de Navarra. Pamplona.
- Loidi, J., Díaz, T.E. & Herrera, M. 1997.** El paisaje vegetal del Norte de España: guía de la excursión. *Itin. Geobot.* 9: 5-160.
- Loidi., 2002.** Reflexiones sobre la Fitosociología en el momento actual. *Quercetea*, 3:5-20.
- Luzuriaga, A., Escudero, A. & Loidi, J. 2002.** Above-ground biomass distribution among species during early old-field succession. *Journal of Vegetation Science* 13: 841-850.
- Margalef Ramon., 1993.** Teoría de los sistemas ecológicos. 2ª edición, Publicaciones Universidad de Barcelona, 290 págs.
- MathSoft, 1999.** S-PLUS 2000: Guide to Statistics, Volume 1, Data Analysis Products Division, Seattle, WA.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989.** Generalized Linear Models, second ed. Chapman & Hall, London.
- McIntyre, S. & Lavorel, S. 2001.** Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *J. Ecol.* 89: 209-226.
- Mittelbach G. 2001.** What Is the Observed Relationship between Species Richness and Productivity? *Ecology*, Vol. 82, No. 9, pp. 2381-2396.
- Moreno J., Pineda F., and Salvador Rivas-Martínez. 1990.** Climate and Vegetation at the Eurosiberian-Mediterranean Boundary in the Iberian Peninsula.
- Ohmann J., Spies T., 1998.** Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forest. *Ecological Monographs*, 68(2), 1998, pp.151-152.

Okland, R. H., and O. Eilertsen. 1994. Canonical correspondence analysis with variation partitioning: some comments and an application. *J. Veg. Sci.* 5:117-26.

Okland, R.H., 1999. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *Journal of Vegetation Science* 10, 131-136.

Olano J.M., Luzuriaga A. 2008. Métodos para incorporar la estructura espacial en el análisis de datos multivariantes “Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones” Fernando T. Maestre, Adrián Escudero y Andreu Bonet (editores).

Olano, J. & Peralta, J. 2001. Modelos predictivos de distribución de especies comunes en matorrales basófilos de Navarra: aplicación en distintos escenarios climáticos. *Cuad. Soco Esp. Cien. For.* 12: 47-55.

Ozinga, W.A., Schaminée, J.H.J., Bekker, R.M., Bonn, S., Poschod, P., Tackenberg, O., Bakker, J., van Groenendael, J.M., 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* 108, 555-561.

Palmer M. 2009. Ordination Methods for Ecologists: Variance Explained and Variance Partitioning. Botany Department, Oklahoma State University. Web tomada el 29 Jun 2009 19:05:22 GMT. Disponible en <http://ordination.okstate.edu/varpar.html>

Pausas, J., Carreras, J.; F. Albert & Font, X. 2003. Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 14: 661-668

Peralta, J. & Olano J.M. 2000. Series de vegetación y sectorización fitoclimática de las Comarcas Agrarias III y IV. Memoria y Mapa. Informes inéditos. Servicio de Estructuras Agrarias. Dpto. de Agricultura, Ganadería y Alimentación. Gobierno de Navarra. Pamplona.

Peralta J. & Olano J.M, 2001. La transición Mediterráneo-Eurosiberiana en Navarra: Caracterización de los tomillares y liagares submediterraneos. *Pirineos*, 156: 27 a 56, JACA; 2001.

- Peralta J. & Olano J.M, Vicente A., & Donézar M. 2003.** Cartografía de series de vegetación (E 1:25.000) de la Cuenca de Pamplona y Valdizarbe (Navarra, Comarca Agraria III): aplicación a la evaluación de tierras y sectorización fitoclimática. *Acta Botanica Barcinonensia* 49:325-340.
- Peralta, J. 2008.** Mapa de vegetación potencial de Navarra. Sec. de Evaluación de Recursos Agrarios. Dpto. de Dpto. Rural y Medio Ambiente. Gobierno de Navarra. http://www.cfnavarra.es/agricultura/informacion_agraria/MapaCultivos/htm/index.htm
- Peralta., J Vicente A. 2006.** Cartografía de series de vegetación y sectorización fitoclimática de navarra a escala 1: 25.000. Disponible en: <http://www.ame-web.org/JORNADAS/C16trabajo%20Vicente%20y%20Peralta.pdf>
- Pons, X. 2009.** MiraMon v. 6.4k, Programa de visualización, consulta, edición y análisis de mapas ráster y vectoriales. Barcelona.
- Richerson, P.J. & Lum, K.-L. 1980.** Patterns of species diversity in California: relations to weather and topography. *Am. Nat.* 116: 504-536.
- Ricklefs, R. 2004.** A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* (7:1) pp. 1-15.
- Rivas-Martínez, S., Báscones, J.C., Díaz, T.E., Fernández-González, F. & Loidi, J. 1991.** Vegetación del Pirineo occidental y Navarra. *Itin. Geobot.* 5: 5-456.
- Root, T.L. and Schneider, S.H. 1993.** Can large-scale climatic models be linked with multiscale ecological studies? *Conservation Biology*, 7:256-268.
- Servicio de estructuras agrarias. 2001.** Estudio agroclimático de Navarra. Dpto. de Agricultura, Ganadería y Alimentación, Gobierno de Navarra. Pamplona.
- Southwood, T.R.E. 1987.** The concept and nature of the community. In: *Organization of Communities: Past and Present* (J.H.R. Gee and P.S. Giller, eds) Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 3-27.
- Spector P., 1994.** *An Introduction to S and S-PLUS.* Duxbury Press, Belmont, CA.

Stohlgren TJ, Bachand RR, Onami Y y otros, 1998. Species-environment relationships and vegetation patterns: effects of spatial scale and tree life-stage. *Plant Ecol* 135: 215-228.

Ter Braak K, 1988. A theory of gradient Analysis. *Advanced in Ecological Research*, 18: 271-314.

Ter Braak, C.J.F. & P. Smilauer. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4) Microcomputer Power (Ithaca, NY, U.S.A.), 352 pp.

Valle, J. Del. & Garcia A., 1997. Mapa geológico de Navarra 1:200.000: cartografía y memorias. Dpto. de Obras Públicas, Transportes y Comunicaciones. Gobierno de Navarra. Pamplona.

Venables W. N. and Ripley B.D. 1997. *Modern Applied Statistics with S-PLUS*. Second Edition by Springer. ISBN 0-387-98214-0, 548 pages.

Verdonschot P. F. M. ; Ter Braak C. J. F. 1994. An experimental manipulation of oligochaete communities in mesocosms treated with chlorpyrifos or nutrient additions : multivariate analyses with Monte Carlo permutation tests. *Hydrobiologia* 278: 251-266.

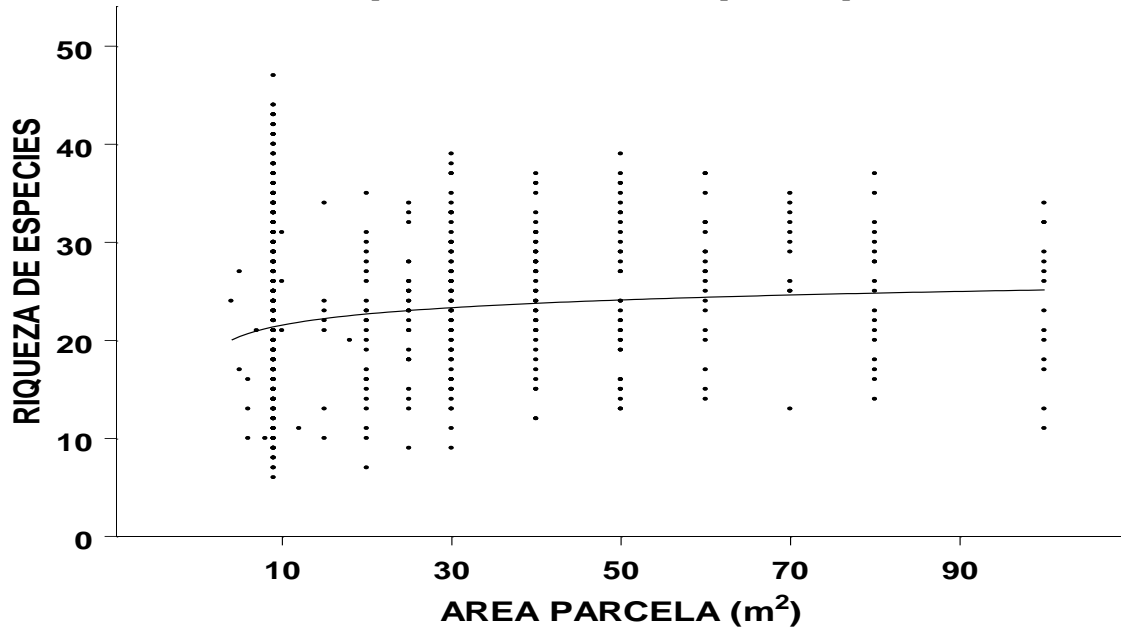
Webb C., Ackerly D., McPeck M., Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:475–505.

Whittaker RJ, Willis KJ, Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J Biogeogr* 28:453–470.

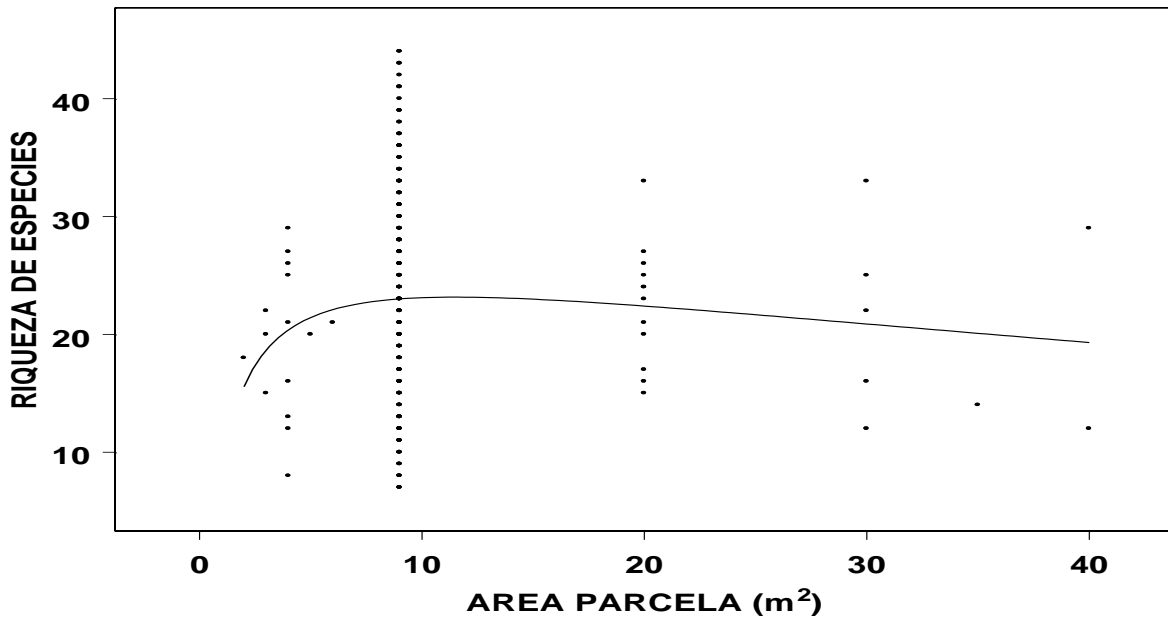
Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol Monographs*, 26, 1-80.

ANEXOS

Anexo 1. Grafica Área de la parcela de muestreo versus Riqueza de especies en matorrales.



Anexo 2. Grafica Área de la parcela de muestreo versus Riqueza de especies en pastizales.



Anexo 3. Lista de categorías de sustrato rocoso derivadas de la cartografía de geología de Navarra a escala de 1: 200 000 (Adaptado de Del Valle, 1997)

Nº	Sustrato	Categorías Simplificadas
1	Arcillas	Arcillas
2	Areniscas	Areniscas
3	Calcarenitas	Cantos
4	Calizas	Conglomerados
5	Cantos	Flysch
6	Conglomerados	Gravas
7	Cuarcitas	SSD, Sustrato Silíceos Duros: Esquistos, Granitos, Cuarcitas y Ofitas
8	Dolomías	MargCal, Margas Calizas: Margas, Calizas y Calcarenitas
9	Esquistos	Yesos
10	Filitas	-
11	Flysch	-
12	Granito	-
13	Gravas, arenas y arcillas	-
14	Gravas_arenas	-
15	Limos	-
16	Margas	-
17	Ofitas	-
18	Yesos	-

Para fines de los análisis estadísticos en las ordenaciones multivariantes estas 18 categorías fueron simplificadas a un número de 9 (ver tablas 2 y 3).

Anexo 4. Matriz de correlación de Pearson para el conjunto de variables climáticas en pastizales

		TMEDMIN	TMEDMAX	TFRIMIN	TFRIMAX	TCALMIN	TCALMAX	PANUALMIN	PANUALMAX	PVERMIN	PVERMAX	ETPMIN	ETPMAX
TMEDMIN	Pearson Correlation	1	,975(**)	,869(**)	,869(**)	,915(**)	,915(**)	-,515(**)	-,494(**)	-,273(**)	-,314(**)	,597(**)	,597(**)
	Sig. (2-tailed)		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
TMEDMAX	Pearson Correlation	,975(**)	1	,846(**)	,846(**)	,896(**)	,896(**)	-,479(**)	-,461(**)	-,261(**)	-,298(**)	,597(**)	,597(**)
	Sig. (2-tailed)	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
TFRIMIN	Pearson Correlation	,869(**)	,846(**)	1	1,000(**)	,764(**)	,764(**)	-,218(**)	-,194(**)	,061	,017	,406(**)	,406(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,141	,675	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
TFRIMAX	Pearson Correlation	,869(**)	,846(**)	1,000(**)	1	,764(**)	,764(**)	-,218(**)	-,194(**)	,061	,017	,406(**)	,406(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,141	,675	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
TCALMIN	Pearson Correlation	,915(**)	,896(**)	,764(**)	,764(**)	1	1,000(**)	-,689(**)	-,666(**)	-,446(**)	-,490(**)	,740(**)	,740(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
TCALMAX	Pearson Correlation	,915(**)	,896(**)	,764(**)	,764(**)	1,000(**)	1	-,689(**)	-,666(**)	-,446(**)	-,490(**)	,740(**)	,740(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
PANUALMIN	Pearson Correlation	-,515(**)	-,479(**)	-,218(**)	-,218(**)	-,689(**)	-,689(**)	1	,995(**)	,877(**)	,896(**)	-,742(**)	-,742(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
PANUALMAX	Pearson Correlation	-,494(**)	-,461(**)	-,194(**)	-,194(**)	-,666(**)	-,666(**)	,995(**)	1	,887(**)	,902(**)	-,721(**)	-,721(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
PVERMIN	Pearson Correlation	-,273(**)	-,261(**)	,061	,061	-,446(**)	-,446(**)	,877(**)	,887(**)	1	,993(**)	-,599(**)	-,599(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,141	,141	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
PVERMAX	Pearson Correlation	-,314(**)	-,298(**)	,017	,017	-,490(**)	-,490(**)	,896(**)	,902(**)	,993(**)	1	-,610(**)	-,610(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,675	,675	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
ETPMIN	Pearson Correlation	,597(**)	,597(**)	,406(**)	,406(**)	,740(**)	,740(**)	-,742(**)	-,721(**)	-,599(**)	-,610(**)	1	1,000(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581
ETPMAX	Pearson Correlation	,597(**)	,597(**)	,406(**)	,406(**)	,740(**)	,740(**)	-,742(**)	-,721(**)	-,599(**)	-,610(**)	1,000(**)	1
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000
	N	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581	581

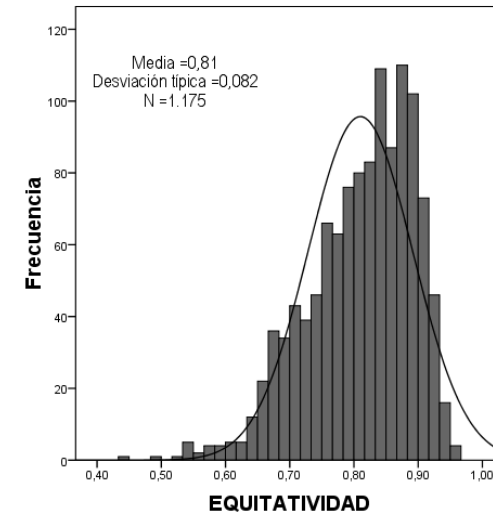
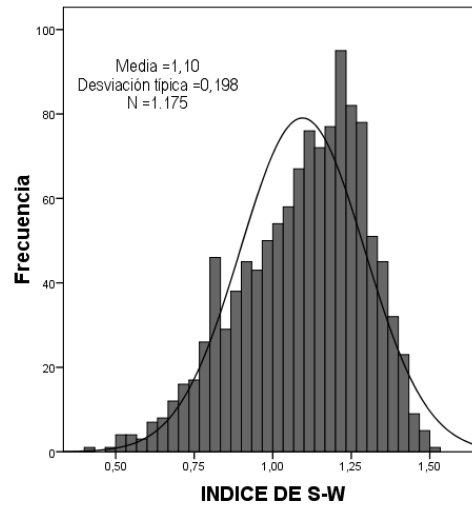
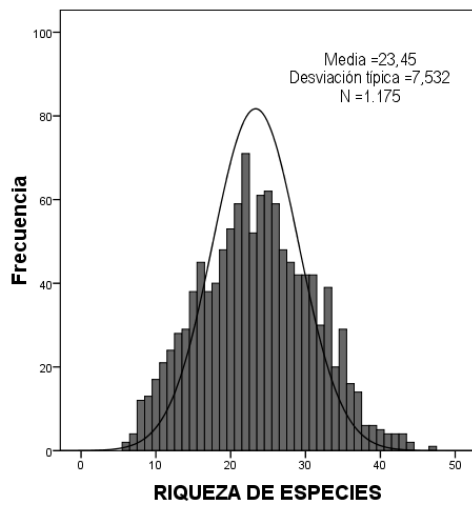
** . La correlación es significativa al nivel 0,01 (bilateral).

Anexo 5. Matriz de correlación de Pearson para el conjunto de variables climáticas en matorrales

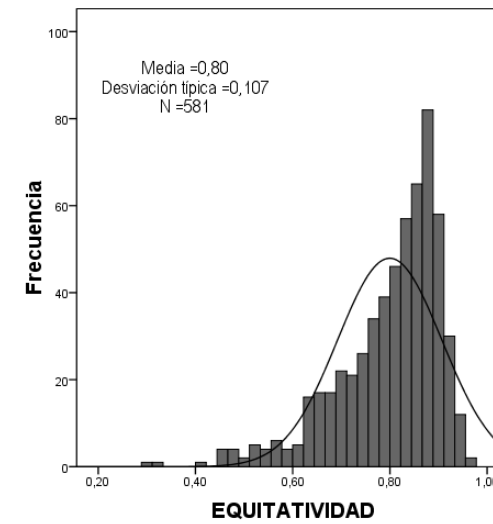
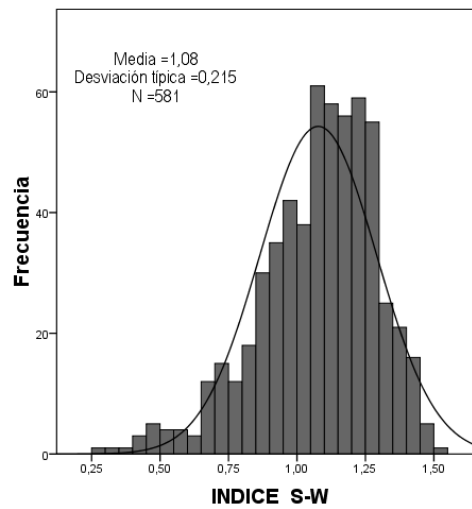
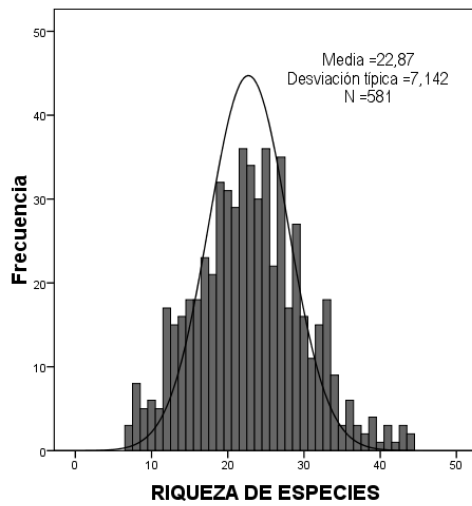
		TMEDMIN	TMEDMAX	TFRIMIN	TFRIMAX	TCALMIN	TCALMAX	PANUALMIN	PANUALMAX	PVERMIN	PVERMAX	ETPMIN	ETPMAX
TMEDMIN	Pearson Correlation	1	,972(**)	,806(**)	,806(**)	,909(**)	,909(**)	-,665(**)	-,644(**)	-,494(**)	-,539(**)	,656(**)	,656(**)
	Sig. (2-tailed)		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
TMEDMAX	Pearson Correlation	,972(**)	1	,783(**)	,783(**)	,889(**)	,889(**)	-,635(**)	-,616(**)	-,478(**)	-,521(**)	,648(**)	,648(**)
	Sig. (2-tailed)	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
TFRIMIN	Pearson Correlation	,806(**)	,783(**)	1	1,000(**)	,680(**)	,680(**)	-,333(**)	-,309(**)	-,147(**)	-,200(**)	,364(**)	,364(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
TFRIMAX	Pearson Correlation	,806(**)	,783(**)	1,000(**)	1	,680(**)	,680(**)	-,333(**)	-,309(**)	-,147(**)	-,200(**)	,364(**)	,364(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
TCALMIN	Pearson Correlation	,909(**)	,889(**)	,680(**)	,680(**)	1	1,000(**)	-,820(**)	-,802(**)	-,678(**)	-,713(**)	,785(**)	,785(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
TCALMAX	Pearson Correlation	,909(**)	,889(**)	,680(**)	,680(**)	1,000(**)	1	-,820(**)	-,802(**)	-,678(**)	-,713(**)	,785(**)	,785(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
PANUALMIN	Pearson Correlation	-,665(**)	-,635(**)	-,333(**)	-,333(**)	-,820(**)	-,820(**)	1	,996(**)	,928(**)	,941(**)	-,805(**)	-,805(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
PANUALMAX	Pearson Correlation	-,644(**)	-,616(**)	-,309(**)	-,309(**)	-,802(**)	-,802(**)	,996(**)	1	,935(**)	,944(**)	-,799(**)	-,799(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
PVERMIN	Pearson Correlation	-,494(**)	-,478(**)	-,147(**)	-,147(**)	-,678(**)	-,678(**)	,928(**)	,935(**)	1	,994(**)	-,739(**)	-,739(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
PVERMAX	Pearson Correlation	-,539(**)	-,521(**)	-,200(**)	-,200(**)	-,713(**)	-,713(**)	,941(**)	,944(**)	,994(**)	1	-,743(**)	-,743(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000	,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
ETPMIN	Pearson Correlation	,656(**)	,648(**)	,364(**)	,364(**)	,785(**)	,785(**)	-,805(**)	-,799(**)	-,739(**)	-,743(**)	1	1,000(**)
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175
ETPMAX	Pearson Correlation	,656(**)	,648(**)	,364(**)	,364(**)	,785(**)	,785(**)	-,805(**)	-,799(**)	-,739(**)	-,743(**)	1,000(**)	1
	Sig. (2-tailed)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000		,000
	N	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175	1175

** La correlación es significativa al nivel 0,01 (bilateral).

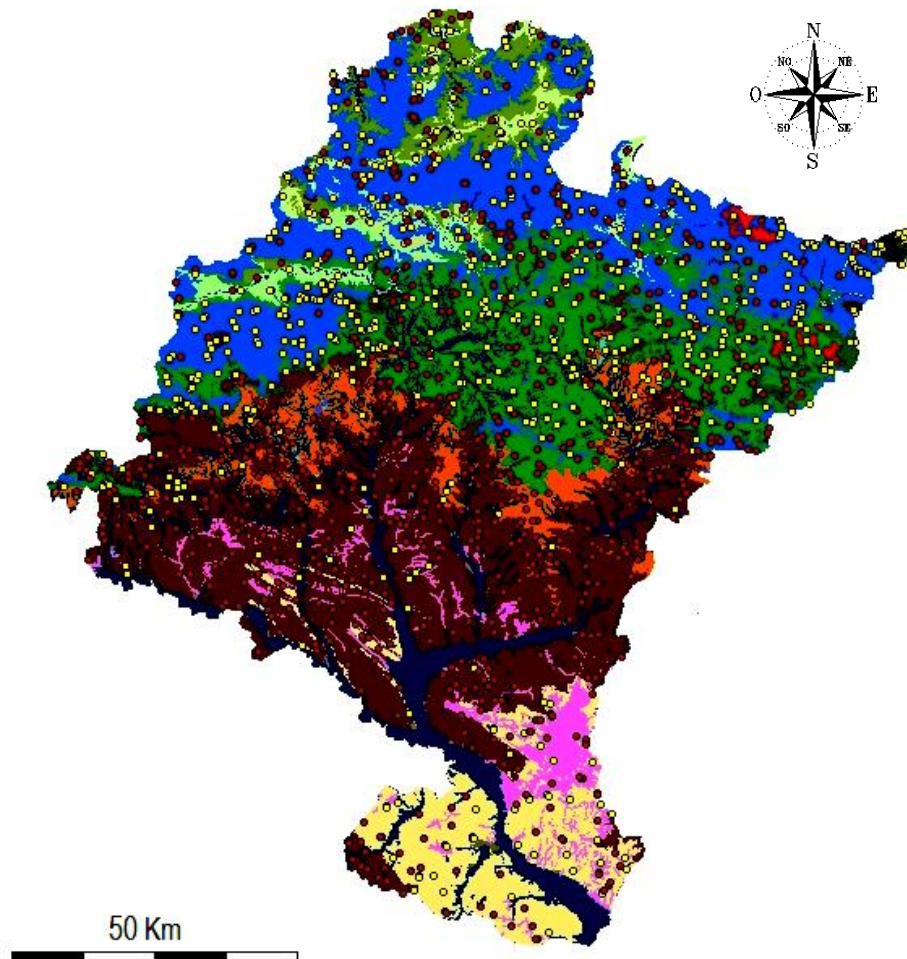
Anexo 6. Histogramas de distribución de los valores de diversidad α en matorrales



Anexo 7. Histogramas de distribución de los valores de diversidad α en pastizales



Anexo 8. Vegetación potencial y complejos de vegetación en Navarra. Ubicación de parcelas de muestreo para los de pastizales y matorrales.



LEYENDA
Vegetación Potencial (Climax)

■	A	Lagunas, balsas, embalses y complejos de vegetación acuática o freatófila
■	Aa	Abetales
■	CR	Complejos de vegetación de roca
■	Em	Pastizales alpinos
■	Fs	Hayedos
■	Ps	Pinares de pino rojo
■	Pu	Pinares de pino negro
■	Qc	Coscojares, sabinares y pinares de pino carrasco
■	Qf	Quejigales
■	Qpu	Robledales de roble peloso (<i>Quercus humilis</i>)
■	Qpy	Melojares
■	Qr	Robledales (<i>Quercus robur</i> , <i>Q. petraea</i>) y fresnedas
■	Qrt	Carrascales y encinares
■	Tm	Tamarizales y saladares
Parcelas de Muestreo		
●	Pastizales	581 inventarios
●	Matorrales	1175 inventarios

Fuente: Cortesía del Doctor Javier Peralta de Andrés, Universidad Pública de Navarra (2009).