



8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a  
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**



8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

**Cataluña | Catalunya - 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022**

**ISBN 978-84-941695-6-4**

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

---

Organiza



## Estructura y diversidad de los hayedos asturleoneses

CASTAÑO-SANTAMARÍA, J.<sup>1 2 3</sup>, LÓPEZ-SÁNCHEZ, C.A.<sup>1</sup>, OBESO, J.R.<sup>2</sup> y BARRIO-ANTA, M.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Escuela Politécnica de Mieres, Universidad de Oviedo, Campus Universitario de Mieres, C/Gonzalo Gutiérrez Quirós S/N, 33600 Mieres.

<sup>2</sup> Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (UO, CSIC, PA), Universidad de Oviedo, Campus Universitario de Mieres. C/Gonzalo Gutiérrez Quirós S/N, 33600 Mieres.

<sup>3</sup> Dirección General del Catastro, Gerencia Regional de Asturias, Ministerio de Hacienda, C/ Gil de Jaz, 10. 1<sup>a</sup> planta, 33071 Oviedo.

### Resumen

En el presente trabajo se ha efectuado un análisis estructural de los hayedos de Asturias y norte de León, para lo cual se midió la posición tridimensional de todos los árboles en 112 parcelas de inventario, en las que también se tomaron fotografías hemisféricas y se realizó un inventario florístico detallado. Estos primeros datos se relacionaron con variables ambientales espacialmente continuas, a fin de buscar patrones ambientales que explicasen los resultados obtenidos.

Los hayedos asturleoneses presentan una distribución espacial agrupada cuando son jóvenes, que se va haciendo más regular conforme maduran. Son masas mayoritariamente monoestáticas, nunca monoestratificadas, con doseles de copas muy cerrados, y que presentan una mayor variabilidad en diámetro que en altura. Solo un 15% presentó árboles muertos, pero siempre en porcentaje muy residual. Nuestros resultados mostraron que clima, suelo y topografía influyen considerablemente en la estructura de los hayedos cantábricos y que estos bosques en el futuro presentarán una mayor espesura y diversidad de especies que les hará más resistentes y resilientes ante perturbaciones de origen natural y/o antrópico.

### Palabras clave

*Fagus sylvatica*, estructura forestal, diversidad de especies, diversidad dimensional, madera muerta, fotografía hemisférica.

### 1. Introducción

Los bosques son ecosistemas dinámicos donde los árboles crecen, se propagan y mueren, compitiendo en todo momento por recursos esenciales. Estos procesos no son independientes de la estructura del bosque, sino que interactúan con ella en una relación de causa-efecto recíproca (GADOW et al., 2011). Así, la estructura del bosque determina a corto plazo las condiciones microclimáticas existentes (temperatura, humedad, radiación...), la disponibilidad de recursos, etc., siendo también la responsable de la diversidad biológica, la salud y estabilidad ecológica de todo el ecosistema forestal (POMMERENING, 2002), lo que a largo plazo modifica la propia estructura del bosque.

De acuerdo con GADOW (1999), dicha estructura queda definida por la distribución espacial de las posiciones de los árboles (tanto horizontal como verticalmente), por la mezcla de las diferentes especies y por la organización espacial de sus dimensiones. Sin embargo, otros atributos como su densidad (entendida como medida cuantitativa del nivel de utilización del sitio), la arquitectura del dosel de copas, la presencia y abundancia de vegetación del sotobosque y de madera muerta, etc., también son elementos importantes de la misma (HARMON et al., 1986; MONTGOMERY & CHAZDON, 2001; BURKHART & TOMÉ, 2012).

El haya (*Fagus sylvatica* L.) es la frondosa más abundante en Europa (FANG & LECHOWICZ, 2006), y la estructura de los hayedos ha sido ampliamente investigada desde hace décadas. El

cambio climático ya está afectando a la distribución y productividad de los hayedos europeos (e.g. SCHARNWEBER et al., 2011), por lo que es lógico que también afecte a su estructura forestal, si bien este tema no ha sido prácticamente abordado.

La Cordillera Cantábrica, en la que el hayedo constituye la formación climática, ha venido sufriendo en las últimas décadas un aumento paulatino en su temperatura y evapotranspiración potencial, así como una disminución de las precipitaciones (RUBIO-CUADRADO et al., 2018), esperándose cambios aún más dramáticos en el futuro (IPCC, 2013). Según estas predicciones, los hayedos cantábricos sufrirán cambios en su productividad y verán drásticamente reducida la superficie de su hábitat óptimo (CASTAÑO-SANTAMARÍA et al., 2019).

## 2. Objetivos

El objetivo general del presente trabajo es caracterizar la estructura de los hayedos asturleoneses y analizar las relaciones entre ésta y varias variables ambientales, a fin de predecir los efectos del cambio climático sobre dicha estructura bajo diferentes escenarios futuros.

## 3. Metodología

### 3.1. Datos

Se instalaron un total de 112 parcelas permanentes en los hayedos asturleoneses, con el objetivo de cubrir la gama de estructuras, densidades y calidades de estación existentes en el área de estudio. Es preciso indicar que estos bosques forman parte del hábitat de especies amenazadas, lo que ha conllevado su inclusión en áreas protegidas y escasamente afectadas por la influencia humana.

Un análisis detallado de la estructura forestal requiere ampliar las medidas que tradicionalmente se toman en los inventarios. Así, se anotaron el diámetro normal y la altura total (entre otras variables) de todos los árboles existentes en la parcela. Posteriormente, se ubicaron en un sistema tridimensional mediante el empleo de un teodolito electrónico. También se realizó un inventario florístico del sotobosque, identificando las especies, su abundancia y su altura promedio. Finalmente, se tomaron tres fotografías hemisféricas en cada parcela, a fin de evaluar la estructura del dosel, el índice de área foliar y las condiciones de luz. Las fotografías se tomaron en condiciones de cielo uniforme y en ausencia de radiación solar directa, según lo indicado por RICH (1990).

Por otra parte, se emplearon cuatro tipos de variables ambientales como posibles predictores de la estructura de los hayedos: topográficas, climáticas, edáficas e hidrográficas (Tabla 1). Se usaron once variables topográficas obtenidas del Modelo Digital de Elevación elaborado por el Plan Nacional de Ortofotografía Aérea (PNOA; [www.pnoa.ign.es](http://www.pnoa.ign.es)). Como variables climáticas se usaron las diecinueve variables que proporciona WorldClim (HIJMANS et al., 2005). También se utilizaron dieciséis variables edáficas que se tomaron de LUCAS (BALLABIO et al., 2019) y SoilGrids250m (HENGL et al., 2017). El tipo de suelo se extrajo de la European Soil Database, y la clase litotratigráfica, permeabilidad y geología se tomaron de los Mapas Geológico y Estratigráfico Nacionales (IGME, 2015a; 2015b). Todas las variables anteriores se rasterizaron a una resolución de 250 m.

Tabla 1. Ejemplo de variables ambientales utilizadas en este trabajo.

Tipo	Variables	Fuente
Topografía - hidrografía	Pendiente, Aspecto, Curvatura, Radiación solar incidente, distancia euclídea a la red hidrográfica, etc.	PNOA Lidar
Clima	Temperatura media anual, rango medio diario, isothermalidad, temperatura del mes más cálido/frío, precipitación anual, precipitación del mes más seco/húmedo, etc.	WorldClim

Suelo	Contenido en Carbono, pH, porcentaje de arcilla/limo/arena, capacidad de intercambio catiónico, profundidad del suelo, etc.	LUCAS / SoilGrids250m
	Unidades geológicas y litológicas.	MGN
	Litostratigrafía y permeabilidad litoestratigráfica	MEN
	Tipo de suelo	ESDB

Finalmente, para predecir los efectos del cambio climático, se emplearon los Modelos de Clima Global (GCM) para 2050 y 2070 del quinto Informe de Evaluación del IPCC. Dichos modelos consideran, esencialmente, dos escenarios de cambio climático (moderado y pesimista). El escenario moderado (RCP 4.5) asume que las políticas lograrán limitar las emisiones relacionadas con el efecto invernadero, alcanzándose una concentración de CO<sub>2</sub> de 650 ppm y un aumento de 1,0 a 2,6 °C de temperatura en 2100 (THOMSON et al., 2011). Por su parte, el escenario pesimista (RCP 8.5) supone un aumento continuo en los gases de efecto invernadero (manteniéndose la tendencia actual), alcanzando una concentración de CO<sub>2</sub> de 1.350 ppm y un incremento de 2,6–4,8 °C de temperatura en 2100 (HARRIS et al., 2014).

### 3.2. Índices analizados

Se analizaron seis características estructurales: *i*) diversidad de posiciones de los árboles, *ii*) diversidad de especies, *iii*) diversidad dimensional y estructura vertical, *iv*) densidad de rodales y tamaño promedio de árboles, *v*) madera muerta en pie y *vi*) geometría del dosel de copas y régimen lumínico.

Respecto a la diversidad de posiciones de los árboles, se tuvieron en cuenta tres índices: el índice de agregación (CLARK & EVANS, 1954), el índice Winkelmaas (GADOW et al., 1998) considerando un ángulo estándar de 72° conforme a HUI & GADOW (2002), y el Mean Directional Index (MDI) (CORRAL-RIVAS, 2006). Para los dos últimos índices, se contabilizaron los cuatro árboles más cercanos al árbol de referencia *i*.

En cuanto a la riqueza vegetal y diversidad de especies, además de la riqueza de árboles, arbustos y hierbas, se utilizaron los índices de segregación (PIELOU, 1977), Shannon (SHANNON & WEAVER, 1949), Simpson (SIMPSON, 1949) y el índice de grado de mezcla de especies (o Mingling index) (GADOW, 1993). Para este último también se emplearon los cuatro vecinos más cercanos al árbol de referencia.

Respecto a la diversidad de dimensiones arbóreas, se calcularon los índices de diferenciación diamétrica (TDi) y de altura (THi) propuestos por FÜLDNER (1995); así como la dominancia diamétrica y en alturas (HUI et al., 1998). Para la dominancia en altura (Uhi), se tuvo en cuenta la altitud a la que crece cada árbol para incluir el efecto de la topografía en la estratificación vertical de las copas. Su cálculo se realizó considerando la pendiente de la parcela como constante obteniendo la altitud a la que se sitúa cada árbol por triangulación. Finalmente, se calcularon igualmente el índice vertical de Shannon (H'v) (PRETZSCH, 1996) y el índice estratificado de Shannon (H'str) (WEBER, 2000), los cuales tienen en cuenta la presencia de especies de árboles en los diferentes estratos de altura del dosel. En el cálculo de todos los índices vistos con anterioridad, se aplicó la corrección de borde propuesta por POMMERENING & STOYAN (2006).

Por otra parte, se calcularon también tres índices de densidad de rodales: número de pies por hectárea (N), área basimétrica (G) e índice de Hart-Becking (IHB), así como otras variables dasométricas clásicas (alturas media y dominante y diámetro dominante). Para calificar los valores de densidad del rodal, se calculó la densidad máxima (Nmax) teórica de cada parcela a partir de las ecuaciones densidad máxima-tamaño elaboradas por CONDÉS et al. (2017), obteniéndose el grado de competencia (o Stocking Degree, StDeg) de la masa como N/Nmax. La espesura de la masa se

clasificó como completa si StDeg se comprendía entre el 35% y el 60% de Nmax, excesiva o trabada si StDeg era mayor del 60% de Nmax y defectiva si StDeg era menor del 35% de StDeg, de acuerdo a los rangos propuesto por LONG (1985).

Respecto a la madera muerta, solo se calcularon dos índices: el número de árboles muertos en pie por hectárea (FRANKLIN et al., 1981) y el área basal de árboles muertos en pie (TYRRELL & CROW, 1994).

Finalmente, para determinar las condiciones de luz dentro del bosque se analizaron las fotografías hemisféricas con el software Gap Light Analyzer 2.0 (GLA) (FRAZER et al., 1999), calculándose siete índices: tres relacionados con la geometría del dosel de copas (LAI 4 (índice de área foliar efectiva integrado sobre los ángulos cenitales de 0 a 60°), LAI 5 (índice de área foliar efectiva integrado sobre los ángulos cenitales de 0 a 75°), y porcentaje de apertura del dosel de copas (porcentaje de cielo abierto)) y cuatro con el régimen de luz (la cantidad de luz solar directa, difusa y total –tanto en número como en porcentaje– que llega al suelo del bosque).

### 3.3. Análisis y modelización de datos

En este trabajo se realizaron dos tipos de análisis estadístico. En primer lugar, se determinó el grado de correlación entre los índices de estructura, y por otra parte, dado que las relaciones entre dichos índices y las variables ambientales suelen corresponder con funciones no lineales más complejas, también se utilizó el algoritmo no paramétrico Random Forest (RF) para modelizar esas relaciones.

Para el análisis de correlación se calculó el coeficiente de correlación de Spearman mediante el paquete estadístico SAS/STAT (SAS, 2004). Sin embargo, dado que por definición se realizaron múltiples pruebas estadísticas simultáneamente en este análisis (lo que aumenta la probabilidad de cometer errores de tipo I), se tuvo en cuenta la corrección de Bonferroni (BONFERRONI, 1936).

Por su parte, el algoritmo RF consiste en construir un conjunto de árboles de decisión a partir de subconjuntos aleatorios de variables predichas y predictoras (BREIMAN, 2001). Se utilizó el software WEKA (HALL et al., 2009) que ajusta el algoritmo de RF mediante la selección de la submuestra de variables que generalmente produce los mejores resultados mediante un algoritmo de aprendizaje (ZHIWEI & XINGHUA, 2010), aplicando el método de validación cruzada siguiente: se dividió la base de datos en 10 subgrupos y cada vez que el modelo se aplicó, un subgrupo se usó para testear el modelo mientras los 10-1 restantes se emplearon como datos de entrenamiento. Para evaluar los modelos se utilizaron el coeficiente de determinación de regresión no lineal (RYAN, 1997), los valores absoluto y relativo del error medio absoluto (MAE) y el error cuadrático medio (RMSE). Para seleccionar los predictores del modelo final, se utilizó la medida de importancia variable (VIM) como técnica de clasificación. Para asegurar que los valores de importancia variable se expresaran en escalas comparables, los valores de VIM se normalizaron para que se sumaran a un valor unitario (importancia normalizada) y también se expresaran en términos relativos (importancia relativa = (VIM - VIMmin) / (VIMmax - VIMmin)).

## 4. Resultados y discusión

### 4.1. Diversidad posicional de los árboles

#### 4.1.1. Caracterización y correlación entre índices

Según los índices de agregación y MDI, aproximadamente dos tercios de las parcelas tienen una distribución agrupada de sus árboles. El tercio restante tiene una distribución regular, siendo

minoritaria la aleatoriedad. Por el contrario, el índice Winkelmaass muestra una amplia mayoría de parcelas con distribución aleatoria (97%) y sólo un 3% con distribución agrupada.

La distribución agrupada está relacionada con un posible origen de matorral bajo (CAMPETELLA et al., 2016), el efecto del pastoreo (VERA, 2000) o con la regeneración de los hayedos (NAGEL et al., 2006). Por otro lado, el espaciamiento regular es, generalmente, el resultado de la competencia entre árboles y está relacionado con estados forestales más avanzados (GADOW et al., 2011). De hecho, el cambio de una distribución agregada en masas jóvenes, a una distribución aleatoria y posteriormente regular en masas adultas, es una tendencia natural en el desarrollo de los bosques (WIJDEVEN, 2004).

Los resultados del análisis de correlación indicaron que la distribución regular se corresponde con bosques menos densos, con árboles más altos, con una separación espacial de especies, casi monoespecíficos. Por el contrario, las parcelas con distribución agrupada tienen una densidad mayor que las regulares, con árboles más bajos; lo que coincide con lo indicado por WIJDEVEN (2004).

#### 4.1.2. Patrones ambientales

El mejor modelo predictivo de RF fue el correspondiente al índice de Clark Evans ( $R^2 = 0,16$ ) (Figura 1), donde la posición de los árboles es función de la naturaleza geológica (litoestratigrafía y textura) de los suelos. Sin embargo, dicha relación no está clara en la bibliografía.

Clase	Modelo RF	Tipo	Variable	VIM <sub>N</sub> (%)	VIM <sub>N</sub> acumulada (%)	R <sup>2</sup>	RMSE
<b>Div. posicional</b>	Ind. agregación	Suelo	Geo_lit_unit	99,00	99,00	0,16	0,22
		Suelo	USDA	1,00	100,00		
	Riq sp. arbóreas	Clima	BIO03	100,00	100,00	0,25	0,72
		Suelo	pH_H2O_CaCl <sub>2</sub>	34,66	34,66		
	Riq sp. arbustivas y herbáceas	Clima	BIO11	21,61	56,27		
		Clima	BIO01	20,21	76,48	0,38	1,75
		Clima	BIO15	15,23	91,71		
		Suelo	WRB-LEV	7,95	99,66		
		Suelo	WRB-Full	0,34	100,00		
<b>Div. especies</b>		Suelo	SAND	18,14	18,14		
		Suelo	K	17,53	35,67		
	Índice de Shannon	Terreno	SR_WS	17,09	52,76		
		Suelo	N	13,64	66,39	0,32	0,22
		Terreno	WI	13,62	80,01		
		Clima	BIO03	10,91	90,92		
		Suelo	DB	9,08	100,00		
	Ind. Shannon vertical	Clima	BIO03	100,00	100,00	0,22	0,22
		Clima	SR_WS	25,31	25,31		
		Clima	BIO07	25,19	50,50		
	Diferenciación diamétrica	Suelo	DB	25,17	75,66		
		Clima	BIO03	10,50	86,16	0,27	0,09
		Suelo	Geo_unit	8,91	95,07		
		Suelo	WRB-Full	4,73	99,80		
		Suelo	USDA	0,20	100,00		
		Suelo	CEC	20,36	20,36		
		Suelo	pH_H2O_CaCl <sub>2</sub>	19,41	39,77		
	Diferenciación en altura	Suelo	SILT	19,32	59,09		
		Clima	BIO07	17,30	76,39	0,26	0,08
		Clima	BIO19	17,25	93,64		
		Clima	BIO03	4,53	98,17		
		Suelo	WRB-LEV	1,83	100,00		
		Suelo	BD	12,82	12,82		
		Suelo	P	10,34	23,16		
		Suelo	C/N	10,00	33,16		
		Suelo	CEC	8,26	41,42		
		Suelo	N	7,99	49,41		
		Clima	BIO01	7,90	57,31		
		Terreno	PLC	7,75	65,06		
		Terreno	WI	6,50	71,56	0,22	0,21
		Clima	BIO09	6,23	77,80		
		Clima	BIO19	6,10	83,90		
		Clima	SR_WS	5,50	89,39		
		Clima	BIO16	5,30	98,22		
		Clima	BIO15	3,52	92,92		
		Suelo	Geo_unit	1,37	99,60		
		Suelo	WRB-LEV	0,33	99,93		
		Suelo	USDA	0,07	100,00		
		Clima	BIO04	24,03	24,03		
		Clima	BIO05	21,77	45,80		
		Clima	BIO02	18,99	64,79		
	Altura dominante	Terreno	SLP	17,16	81,94	0,51	3,84
		Clima	BIO15	8,23	90,17		
		Suelo	WRB-Full	5,39	95,56		
		Suelo	WRB-LEV	4,44	100,00		
<b>Madera muerta en pie</b>	Á. basimétrica muerta	Clima	BIO02	99,00	99,00	0,38	0,20
		Clima	BIO15	1,00	100,00		

Figura 1. Variables incluidas en los modelos RF, incluyendo su tipo e importancia relativa normalizada; donde Geo\_lit\_unit=unidades litológicas; USDA=clase de textura; BIO03=Isotermalidad (°C); Ph\_H2O\_CaCl2=pH del suelo en agua y en CaCl2; BIO11=temperatura media del trimestre más frío (°C); BIO01=temperatura media anual (°C); BIO15=temporalidad de la precipitación (%); WRB-LEV=grupo edáfico de referencia según World Reference Base (WRB);WRB-FULL=código de suelo según World Reference Base (WRB); SAND=contenido de arena (%); K=Potasio (K) (mg kg-1); SR\_WS=radiación solar potencial en el solsticio de invierno (KJ m2 year-1); N= Nitrógeno (g kg-1); WI= índice de humedad; DB=profundidad del suelo hasta roca madre (cm); Geo\_unit=unidades geológicas; CEC=capacidad de intercambio catiónico (cmol+ kg-1); SILT=contenido en limo (%); BIO07=rango térmico anual (°C); BIO19=precipitación del trimestre más frío (mm); BD= Bulk density (Mg m-3); P=Fósforo (P) (mg kg-1); C/N ratio=ratio Carbono-Nitrógeno (%); PLC=curvatura; BIO09=temperatura media del trimestre más seco (°C); BIO16=precipitación del trimestre más húmedo (mm); BIO04= temporalidad térmica (°C); BIO05=temperatura máxima del mes más cálido (°C); BIO02=rango térmico diario (°C); SLP=pendiente del terreno.

## 4.2. Diversidad de especies

### 4.2.1. Caracterización y correlación entre índices

En las parcelas de estudio se catalogaron hasta un máximo de 4 especies arbóreas y 12 especies arbustivas y herbáceas, aunque la formación más común fue monoespecífica en lo arbóreo y con 4 o 5 especies arbustivas y herbáceas. El índice de segregación indicó una clara separación espacial entre las especies. Los índices de Shannon, Simpson y Mingling index indicaron una clara mayoría de rodales monoespecíficos.

Según MEYER et al. (2003), las masas mixtas no son una característica propia de los hayedos, y son muchos los estudios que los consideran como formaciones monoespecíficas (e.g. POMMERENING, 2002). Estos bosques poseen varias características que dificultan la presencia de otras especies, como la baja disponibilidad de luz en el sotobosque (HRIVNÁK et al., 2014), así como la acumulación de una capa gruesa de hojarasca en la superficie del suelo que forma una barrera física que inhibe la germinación y la emergencia (MÖLDER et al., 2008). Hay pocas especies vegetales que resistan estas condiciones peculiares, concentrándose en los huecos del dosel de copas (DEGEN et al., 2005) como corroboran el índice de Pielou y los valores de riqueza obtenidos.

De manera similar a las posiciones regulares de los árboles, los resultados del índice de Pielou indicarían que un menor número de árboles por hectárea, gruesos y altos, conduce a una mayor separación espacial de especies y con mayor diferenciación de altura. Además, los resultados mostraron que cuanto mayor fue la riqueza de especies arbóreas y mezcla de especies, mayor fue la riqueza de estratos, con mayor diferenciación de diámetro y altura (que también se correlacionan con la riqueza de especies arbustivas y herbáceas).

### 4.2.2. Patrones ambientales

En este caso, se seleccionaron tres modelos para evaluar la riqueza arbórea, la riqueza arbustiva y herbácea, y la diversidad de especies (Figura 1). RF sólo tuvo en cuenta la isotermalidad para predecir la riqueza de especies arbóreas ( $R^2 = 0,25$ ), lo que indica que mayores valores de isotermalidad están relacionados con una mayor diversidad. Por otro lado, la riqueza de especies arbustivas y herbáceas ( $R^2 = 0,38$ ) está relacionada con varias variables interrelacionadas, siendo el pH la más importante (mayor diversidad cuando el pH es más alto). Adicionalmente, la temperatura del trimestre más frío y la temperatura media anual acumulan el 76% de la importancia relativa de la variable (VIM). Finalmente, RF tuvo en cuenta 7 variables para el índice de diversidad de Shannon ( $R^2 = 0,32$ ), pero sólo 4 variables de suelo contribuyen con el 66% del VIM (porcentaje de arena, contenido de nitrógeno, unidad geológica y contenido en potasio).

En cuanto a las variables climáticas, nuestros resultados muestran que una mayor temperatura (media, máxima del mes más cálido, etc.) y una baja variabilidad de ésta (estacionalidad y rango anual) se relacionan con una mayor diversidad de especies. Estos resultados concuerdan con el

hecho de que los rodales mixtos ocurren naturalmente en sitios donde la combinación de sequía y calor reduce la competitividad de las hayas (PRETZSCH et al., 2013).

Desde un punto de vista edáfico, la monoespecificidad de las masas podría ser la causa de los resultados relacionados con el pH, ya que éste es menor en masas puras que en mixtas (GUCKLAND et al., 2009). Por otro lado, el haya puede crecer en cualquier tipo de suelo si está lo suficientemente drenado (LEUSCHNER et al., 2006), de modo que un porcentaje alto de arena indicaría un buen drenaje. Finalmente, el contenido en materia orgánica es mayor en los rodales mixtos que en los puros, con mayores niveles de nitrógeno y potasio (e.g. TALKNER et al., 2010).

#### 4.3. Diversidad dimensional y estructura vertical

##### 4.3.1. Caracterización y correlación entre índices

Los resultados mostraron la existencia, en todas las parcelas, de varios estratos en el dosel de copas. Solo nueve de las parcelas mostraron dos estratos con proporciones relativas iguales, lo que indica la existencia de dos claros estratos dominante y dominado. Este resultado muestra el comportamiento típico de las hayas cuando crecen en ambientes con competencia ligera.

Nuestros resultados también mostraron que las masas con mayor grado de competencia tienen mayor diversidad de especies arbóreas, y estratos con mayor diferenciación y dominancia de diámetro y altura. La presencia de otras especies arbóreas aumenta la distribución vertical y la heterogeneidad del dosel de copas de los hayedos (HRIVNÁK et al., 2014), lo que favorece la transmisión de luz al sotobosque y aumenta la riqueza de especies del mismo (MÖLDER et al., 2008).

El índice de dominancia diametral mostró una gran variabilidad. El número de parcelas con un grupo de árboles dominantes es mayor que aquellas en las que éstos son más escasos. Sin embargo, con respecto a la dominancia en altura, la mayoría de las parcelas se caracterizan por tener árboles predominantemente co-dominantes y moderadamente dominantes y dominados. Es decir, son pocas las parcelas en las que existe una diferencia significativa entre varios estratos del dosel de copas, lo que corrobora los resultados del índice estratificado de Shannon. Los mismos resultados se obtienen de los índices de diferenciación. Esta diferenciación y dominancia son significativamente menores que las observadas en otras especies, dada la relativa homogeneidad dimensional existente en los hayedos maduros (POMMERENING, 2002). De hecho, una mayor heterogeneidad supone un incremento de la competencia, lo que es propio de masas mixtas y jóvenes (BÍLEK et al., 2011).

##### 4.3.2. Patrones ambientales

Los resultados de RF dieron como mejores modelos a la diferenciación diamétrica ( $R^2 = 0,27$ ), seguida de la diferenciación en altura ( $R^2 = 0,26$ ), y posteriormente del índice vertical de Shannon ( $R^2 = 0,22$ ). Las variables climáticas mostraron mayor importancia relativa en la diferenciación diamétrica y en el índice vertical de Shannon, mientras que las variables edáficas mostraron mayor importancia relativa en la diferenciación en altura (Figura 1).

Es conocido que precipitación y temperatura afectan al crecimiento radial de los hayedos (e.g. VAN DER MAATEN, 2012), y que el tipo de suelo, su capacidad de retención de agua, así como su contenido en nutrientes, afectan a su crecimiento en altura (e.g. CARMEAN, 1954). Sin embargo, no se dispone de información sobre las relaciones directas entre el clima, el suelo y las diferenciaciones diamétricas y en altura. Las condiciones ambientales (climáticas y edáficas) son prácticamente las mismas para todos los árboles que viven en un mismo bosque. Nuestros resultados mostraron que prácticamente todos los bosques estudiados tenían diferenciaciones en diámetro y altura. Por tanto, es la competencia por los recursos la que provoca estas diferenciaciones.

#### 4.4. Densidad de rodales y tamaño medio de los árboles

#### 4.4.1. Caracterización y correlación entre índices

Nuestras parcelas se ubicaron en toda el área de distribución de la especie en la región y fueron seleccionadas para representar la variabilidad existente de altitudes, pendientes, orientaciones, lo que ha supuesto una amplia variabilidad de masas analizadas. Por ejemplo, el número de árboles por hectárea varía de 94 a 4200, el área basimétrica varía de 15,35 a 178,70 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, la altura dominante de 7,15 a 35,90 m o el diámetro dominante de 15,30 a 100,12 cm. Es decir, si es posible obtener ciertos patrones o tendencias con respecto a otros índices estructurales, no ocurre lo mismo con estas variables. Sólo el grado de competencia tuvo resultados diferentes, mostrando una gran mayoría de parcelas con exceso de individuos (95,91%).

Obviando varias relaciones dasométricas básicas, los resultados del análisis de correlación mostraron que la densidad no está correlacionada con el área basimétrica, lo que indica que podemos encontrar rodales con un área basimétrica alta como resultado de la presencia de muchos árboles pequeños o de pocos árboles grandes.

#### 4.4.2. Patrones ambientales

La altura dominante fue la variable que obtuvo mejores resultados en RF ( $R^2 = 0,51$ ), siendo las variables climáticas las que más contribuyeron al modelo (estacionalidad de la temperatura, temperatura media del mes más cálido, estacionalidad de la precipitación) (Figura 1).

Varios estudios han demostrado que el invierno frío y las altas temperaturas del verano tienen un efecto negativo sobre la altura de las hayas y su crecimiento radial (SCHARNWEBER et al., 2011). Estos hallazgos sugieren que el haya crece de manera óptima dentro de un cierto rango de temperatura, de modo que cuando las temperaturas están fuera de ese rango, el crecimiento de los árboles se ve afectado negativamente, lo que coincide plenamente con nuestros resultados. La posición topográfica, la exposición o la pendiente también tienen efectos importantes sobre los bosques. BERGÈS & BALANDIER (2010) convirtieron estas variables en disponibilidad de agua del suelo, de modo que superficies cóncavas corresponden a mayor contenido de agua y favorecen las inundaciones, y superficies convexas corresponden a menor disponibilidad de agua y mayor pérdida de nutrientes y erosión del suelo.

### 4.5. Madera muerta en pie

#### 4.5.1. Caracterización y correlación entre índices

La mayoría de las parcelas estudiadas (74,11%) no presentaron árboles muertos en pie, el 15,18% presentó menos de 50, el 8,03% presentó entre 50 y 100 y sólo 3 parcelas (2,68%) superaron los 100 árboles muertos en pie por hectárea. Con respecto al área basimétrica de árboles muertos en pie, en el 53,57% de las parcelas con árboles muertos constituyó menos del 1% del área basimétrica total, en el 42,86% de las parcelas entre el 1 y el 5%, y sólo el 3,57% de ellas superaron el 5%. Si bien se han obtenido resultados similares en otros hayedos no gestionados (e.g. HEIRI et al., 2009), nuestro trabajo no tuvo en cuenta los árboles caídos, lo que supone una debilidad y nos impide comparar nuestros resultados con otros estudios, que sí los cuantificaron.

Las correlaciones entre índices de estructura mostraron que los bosques con mayor densidad presentaban más madera muerta en pie. La alta densidad de árboles implica alta competencia entre ellos y, por tanto, un aumento de mortalidad (POMMERENING, 2002).

#### 4.5.2. Patrones ambientales

El modelo para el área basimétrica de los árboles muertos en pie ( $R^2 = 0,38$ ) sólo incluye dos variables climáticas (con un 100% de importancia relativa para el rango diurno medio) (Figura 1). FRAVOLINI et al. (2018) obtuvieron resultados similares, señalando que la menor temperatura del aire

y las altas precipitaciones suponen una mayor disponibilidad de humedad y, por lo tanto, las condiciones óptimas para una rápida descomposición de la madera.

#### 4.6. Geometría del dosel de copas y régimen lumínico

Se observaron valores ligeramente más altos en LAI 4 que en LAI 5, debido a que el último toma en cuenta los árboles que se encuentran fuera de la huella de la parcela. Nuestros valores de LAI 4 están dentro del rango de valores obtenidos en otros estudios (e.g. MEIER & LEUSCHNER, 2008).

La radiación bajo el dosel de copas –directa, difusa y total– varía de 1,14 a 3,58 MJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, de 1,79 a 3,38 MJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> y de 2,72 a 6,12 MJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, respectivamente. Finalmente, el porcentaje de radiación total transmitida por el dosel de copas y que llega al suelo, oscila entre el 8,28 y el 17,13%. La distribución de las copas y la disposición de las hojas del haya suponen doseles de copas cerrados (con aperturas entre el 11,84 y 18,07%) e implica niveles de intensidad luminosa relativamente bajos en el sotobosque (COLLET et al., 2001). En esta sección, ninguna correlación fue significativa después de aplicar la corrección de Bonferroni, ni tampoco ningún modelo de RF.

#### 4.7. Ejemplo de análisis comparado

Debido al número de parcelas analizadas, no es posible realizar una comparación detallada entre todas ellas, como sí hacen otros trabajos (e.g. POMMERENING, 2002). Por ello, se han seleccionado tres parcelas para una comparación práctica: Muniacos (722 m s.n.m., pendiente: 37% y orientación noreste), Las Llanas (1029 m s.n.m., pendiente: 39% y orientación norte), y Valdebezón (1372 m s.n.m., pendiente: 33% y orientación suroeste) (Figura 2).

Según el índice de sitio, Muniacos es el mejor rodal de los tres, seguido de Las Llanas y finalmente de Valdebezón, con 22, 20 y 14 m de altura dominante a una edad de referencia de 80 años, respectivamente (CASTAÑO-SANTAMARÍA et al., 2019). Sin embargo, Las Llanas presenta el doble de densidad que Valdebezón y casi el cuádruple que Muniacos. No obstante, el área basimétrica ronda los 50 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en las tres parcelas, siendo ligeramente superior en Muniacos. En otras palabras, los árboles de Muniacos son los más gruesos y altos. Los de Las Llanas son altos y delgados mientras que los de Valdebezón son más bajos y gruesos.

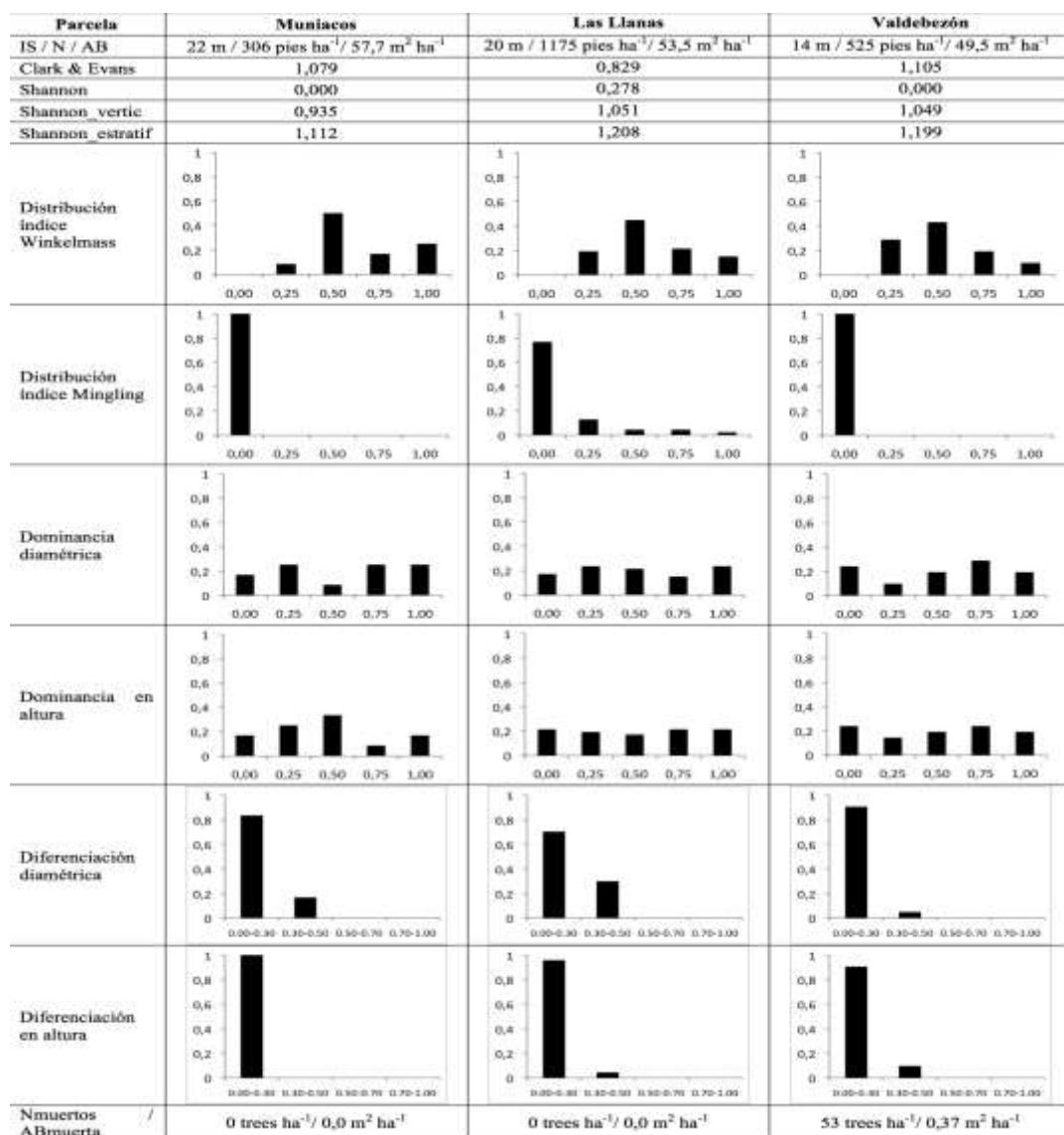


Figura 2. Valores de algunas variables estructurales de las parcelas comparadas.

Según el índice de agregación, Valdebezón muestra el patrón arbóreo más regular. Muniacos también parece bastante regular, mientras que Las Llanas muestra agregados. El índice de Shannon y las distribuciones del índice Mingling muestran que Muniacos y Valdebezón son rodales monoespecíficos mientras que Las Llanas posee una mayor mezcla de especies.

Por otro lado, los índices de Shannon vertical y estratificado indican que ninguna de las tres parcelas tiene un estrato de dosel de copas único, siendo menos estratificado en Muniacos que en los otros dos rodales. En términos de dominancia diámetral, los tres rodales muestran la existencia de un grupo de árboles dominantes y otro de árboles suprimidos. Sin embargo, en términos de dominancia en altura, mientras Las Llanas y Valdebezón muestran este mismo patrón (dominante vs. suprimido), Muniacos tiene una clara mayoría de árboles co-dominantes lo que muestra una estratificación menor y corrobora los resultados de los comentados índices de Shannon. En cuanto a los índices de diferenciación, Muniacos es la parcela más homogénea.

Finalmente, en cuanto a los índices de madera muerta, tanto Muniacos como Las Llanas no tienen ningún árbol muerto. Sin embargo, Valdebezón cuenta con 53 árboles muertos en pie por

hectárea, lo que representa el 10,09% de la densidad total, con un área basimétrica de árboles muertos en pie de  $0,37 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , lo que constituye el 0,74% del total.

#### 4.8. Pronóstico de los efectos del cambio climático sobre la estructura de los hayedos

Con respecto a la diversidad de posiciones arbóreas, no se espera un efecto sobre esta característica ya que el modelo de RF no incluye ninguna variable climática. Sin embargo, los resultados indicaron que la isothermalidad sirve para predecir tanto la riqueza de especies arbóreas, como la estructura vertical. Por su parte, la riqueza de especies arbustivas y herbáceas depende de varias variables interrelacionadas, siendo el pH la más importante, pero también la temperatura del trimestre más frío y la temperatura media anual. Igualmente, en términos de madera muerta y altura dominante, las variables climáticas son las que más contribuyen a los modelos.

Las proyecciones de isothermalidad para RCP 4.5 indican un ligero aumento (0.17-0.23) pero, al contrario, una disminución moderada para RCP 8.5 (2.31-2.19), por lo que los resultados son contradictorios. Sin embargo, ambos escenarios de cambio climático pronostican un aumento en la temperatura media entre 1.4 y 2.9 °C, y dado que una mayor diversidad de especies está relacionada con áreas de temperaturas medias más altas, se esperaría un aumento de la diversidad en ambos escenarios.

Estudios previos (e.g. CASTAÑO-SANTAMARÍA et al., 2019) han pronosticado una drástica reducción de la superficie de hábitat óptimo para los hayedos asturleoneses, debido al deterioro de las condiciones de crecimiento como consecuencia del cambio climático. Crecer en estas condiciones menos favorables podría significar que el haya perdería su ventaja competitiva frente a otras especies, lo que podría reducir su dominio. De hecho, el haya ya está siendo sustituida en el noreste de España por especies adaptadas a condiciones más cálidas y secas (e.g. PEÑUELAS et al., 2007).

Del mismo modo, nuestros resultados sugieren un aumento del grado de competencia en las masas, que promoverá una mayor mortalidad. Las hayas más altas y gruesas persistirán, y las alturas dominantes y medias de las hayas se incrementarán. Estudios como NOTHDURFT et al. (2012) ya han observado el mismo comportamiento en otras partes de Europa. Las estimaciones de la altura dominante para nuestra región indican un aumento promedio de 4,43 y 5,11 bajo el escenario de cambio climático moderado RCP 4.5 para 2050 y 2070, respectivamente; por el contrario, se pronostica una disminución muy leve (0,03) y un aumento bajo (1,87) para el peor escenario de cambio climático (RCP 8.5) para 2050 y 2070, respectivamente.

### 5. Conclusiones

Los hayedos asturleoneses presentan una disposición espacial agrupada cuando los árboles son jóvenes, volviéndose más regulares a medida que éstos maduran. Son bosques esencialmente monoespecíficos, densos, nunca monoestratificados, con doceles muy cerrados, con mayor variabilidad diametral que en altura, y con muy baja riqueza vegetal y madera muerta en pie. Nuestros resultados señalan que las condiciones ambientales de la estación influyen en la estructura de los hayedos, mostrando relaciones complejas e interrelacionadas entre variables estructurales y ambientales. Las proyecciones bajo los escenarios de cambio climático moderado (RCP 4.5) y pesimista (RCP 8.5), predicen un cambio en la estructura de los hayedos hacia un aumento de la riqueza arbórea, la diversidad y la estructura vertical, pero también respecto al grado de competencia y a la cantidad de madera muerta en pie, lo que podría anticipar la pérdida de su ventaja competitiva frente a otras especies y suponer su evolución hacia masas mixtas más resistentes y resilientes bajo estas condiciones.

### 6. Agradecimientos

Durante la realización del presente estudio, J.C.S. gozó de un contrato del Programa Severo Ochoa del Principado de Asturias-FICYT (cód. 09/111). Agradecemos a los Servicios de Montes y de Medio Natural del Principado de Asturias y de la Junta de Castilla y León los permisos otorgados para la realización de este trabajo. Queremos agradecer también al SERIDA el préstamo del objetivo Nikon FC-E9 fish-eye. Nuestro enorme agradecimiento al Dr. D. Juan Luis Fernández Martínez y al Dr. D. José Javier Corral Rivas, por su inestimable ayuda durante el análisis estadístico y el procesado de los datos de estructura, respectivamente. Finalmente, gracias a D. José Manuel Álvarez González, a la Dra. Dña. María Castaño Díaz, a D. Jesús Aladro Aladro y a D. Pablo González Vallina, por su esencial colaboración en las labores de campo.

## 7. Bibliografía

- BALLABIO, C.; LUGATO, E.; FERNÁNDEZ-UGALDE, O.; ORGIAZZI, A.; JONES, A.; BORRELLI, P.; MONTANARELLA, L.; PANAGOS, P.; 2019. Mapping LUCAS topsoil chemical properties at European scale using Gaussian process regression. *Geoderma* 355: 113912.
- BERGÈS, L.; BALANDIER, P.; 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. *Eur. J. For. Res.* 129, 199–208.
- BÍLEK, L.; REMES, J.; ZAHRADNIK, D.; 2011. Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia. *Forest Syst.* 20 (1), 122-138.
- BONFERRONI, C.E.; 1936. Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilità. *Pubblicazioni del R Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze* 8, 3-62.
- BREIMAN, L.; 2001. Random forests. *Mach. Learn.* 45 (1), 5-32.
- BURKHART, H. E.; TOMÉ, M.; 2012. *Modeling Forest Trees and Stands*. Springer. Berlín.
- CAMPETELLA, G.; CANULLO, R.; GIMONA, A.; GARADNAI, J.; CHIARUCCI, A.; GIORGINI, D.; ANGELINI, E.; CERVELLINI, M.; CHELLI, S.; BARTHA, S.; 2016. Scale-dependent effects of coppicing on the species pool of late successional beech forests in the central Apennines, Italy. *Appl. Veg. Sci.* 19 (3), 474-485.
- CARMEAN, W.H.; 1954. Site quality for Douglas-fir in south-western Washington and its relationship to precipitation, elevation, and physical soil properties. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 18, 330-334.
- CASTAÑO-SANTAMARÍA, J.; LÓPEZ-SÁNCHEZ, C.A.; OBESO, J.R.; BARRIO-ANTA, M.; 2019. Modelling and mapping beech forest distribution and site productivity under different climate change scenarios in the Cantabrian Range (North-western Spain). *For. Ecol. Manage.* 450, 117488.
- CLARK, P.J.; EVANS, F.C.; 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35, 445-453.

COLLET, C.; LANTER, O; PARDOS, M.; 2001. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Ann. For. Sci.* 58 (2), 127-134.

CONDÉS, S.; VALLET, P.; BIELAK, K.; BRAVO-OVIEDO, A.; COLL, L.L.; DUCEY, M.J.; PACH, M.; PRETZSCH, H.; STERBA, H.; VAYREDA, J.; DEL RÍO, M.; 2017. Climate influences on the maximum size-density relationship in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *For. Ecol. Manage.* 385, 295-307.

CORRAL-RIVAS, J.J.; 2006. Models of tree growth and spatial structure for multi-species uneven-aged forests in Durango (Mexico). PhD Thesis. Georg-August-Universität. Göttingen.

DEGEN, T.; DEVILLEZ, F.; JACQUEMART, A.L.; 2005. Gaps promote plant diversity in beech forests (*Luzulo-Fagetum*), North Vosges, France. *Ann. For. Sci.* 62, 429-440.

FANG, J.; LECHOWICZ, M.J.; 2006. Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *J. Biogeogr.* 33, 1804-1819.

FRANKLIN, J.F.; CROMACK, K.J.; DENISON, W.; MCKEE, A.; MASER, C.; SEDELL, J.; SWANSON, F.; JUDAY, G.; 1981. Ecological Characteristics of Old-Growth Douglas-Fir Forests. USDA Forest Service General Technical Report PNW-118, 48 pp.

FRAVOLINI, G.; TOGNETTI, R.; LOMBARDI, F.; EGLI, M.; ASCHER-JENULL, J.; ARFAIOLI, P.; BARDELLI, T.; CHERUBINI, P.; MARCHETTI, M.; 2018. Quantifying decay progression of deadwood in Mediterranean mountain forests. *For. Ecol. Manage.* 408, 228-237.

FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P.; 1999. Gap Light Analyser (GLA), version 2.0: imaging software to extract canopy structure and gap light indices from true-colour fisheye photographs. Simon Fraser University, Burnaby, BC, and the Institute of Ecosystem Studies. Millbrook (New York).

FÜLDNER, K.; 1995. Strukturbeschreibung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern. PhD Thesis. Göttingen University. Cuvillier Verlag, Göttingen.

GADOW, K.V.; 1993. Zur Bestandesbeschreibung in der Forsteinrichtung. *Forst und Holz* 48, 601-606.

GADOW, K.V.; 1999. Waldstruktur und Diversität. *Allg. Forst- u J. -Ztg.* 170, 117-122.

GADOW, K.V.; HUI, G.Y.; ALBERT, M.; 1998. Das Winkelmaß-ein Strukturparameter zur Beschreibung der Individualverteilung in Waldbeständen. *Centralbl. ges. Forstwesen* 115, 1-10.

GADOW, K.V.; ZHANG, C.Y.; WEHENKEL, C.; POMMERENING, A.; CORRAL-RIVAS, J.; KOROL, M.; MYKLUSH, S.; HUI, G.Y.; KIVISTEi, A.; ZHAO, X.H.; 2011. Forest Structure and Diversity. En: PUKKALA, T.; GADOW, K. V. (eds.): Continuous Cover Forestry. pp 29-83. Springer. Dordrecht.

GUCKLAND, A.; JACOB, M.; FLESSA, H.; THOMAS, F.M.; LEUSCHNER, C.; 2009. Acidity, nutrient stocks, and organic-matter content in soils of a temperate deciduous forest with different abundance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 172, 500-511.

HALL, M.; FRANK, E.; HOLMES, G.; PFAHRINGER, B.; REUTEMANN, P.; WITTEN, I.H.; 2009. The WEKA data mining software: An update. *SIGKDD Explorations* 11 (1), 10-18.

HARMON, M.E.; FRANKLIN, J.F.; SWANSON, F.; SOLLINS, P.; GREGORY, S.V.; LATTIN, J.D.; ANDERSON, N.H.; CLINE, S.P.; AUMEN, N.G.; SEDELL, J.R.; LIENKAEMPER, G.W.; CROMACK, J.; CUMMINS, K.W.; 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15, 133-302.

HARRIS, R.M.B.; GROSE, M.R.; LEE, G.; BINDOFF, N.L.; PORFIRIO, L.L.; FOX-HUGHES, P.; 2014. Climate projections for ecologists. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 5, 621-637.

HEIRI, C.; WOLF, A.; ROHRER, L.; BUGMANN, H.; 2009. Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. *Ecol. Appl.* 19 (7), 1920-1934.

HENGL, T.; MENDES DE JESUS, J.; HEUVELINK, G.B.M.; RUIPÉREZ GONZÁLEZ, M.; KLIBARDA, M.; BLAGOTIC, A.; SHANGGUAN, W.; WRIGHT, M.N.; GENG, X.; BAUER-MARSCHALLINGER, B.; GUEVARA, M.A.; VARGAS, R.; MACMILLAN, R.A.; BATJES, N.H.; LEENARS, J.G.B.; RIBEIRO, E.; WHEELER, I.; MANTEL, S.; KEMPEN, B.; 2017. SoilGrids250m: global gridded soil information based on machine learning. *PLoS ONE* 12 (2), e0169748.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.; JARVIS, A.; 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965-1978.

HRIVNÁK, R.; GÖMÖRY, D.; SLEZÁK, M.; UJHÁZY, K.; HÉDL, R.; JARCUSKA, B.; UJHÁZYOVÁ, M.; 2014. Species Richness Pattern along Altitudinal Gradient in Central European Beech Forests. *Folia Geobot.* 49, 425-441.

HUI, G.Y.; ALBERT, M.; GADOW, K.V.; 1998. Das Umgebungsmaß als Parameter zur Nachbildung von Bestandesstrukturen. *Forstwiss. Centbl.* 117, 258-266.

HUI, G.Y.; GADOW, K.V.; 2002. Das Winkelmaß – Herleitung des optimalen Standardwinkels. *Allg. Forst- u J. -Ztg.* 173, 173-177.

IGME; 2015a. Mapa Geológico de España a escala 1:200.000. Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.

IGME; 2015b. Mapa Geológico de la Península Ibérica, Baleares y Canarias a escala 1:1.000.000. Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.

IPCC; 2013. Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel of Climate Change. Cambridge University Press. Cambridge (New York).

LEUSCHNER, C.; MEIER, I.C.; HERTEL, D.; 2006. On the niche breadth of *Fagus sylvatica*: soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types. *Ann. For. Sci.* 63, 355–368.

LONG, J.N.; 1985. A practical approach to density management. *For. Chron.* 61, 23-27.

MEIER, I.C.; LEUSCHNER, C.; 2008. Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability. *Ecosystems* 11, 655-669.

MEYER, P.; TABAKU, V.; LÜPKE, B.V.; 2003. Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder-Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. *Forstwiss. Centralbl.* 122, 47-58.

MÖLDER, A.; BERNHARDT-RÖMERMAN, M.; SCHMIDT, W.; 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *For. Ecol. Manage.* 256, 272-281.

MONTGOMERY, R.A.; CHAZDON, R.L.; 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in old-growth and second-growth tropical rain forests. *Ecology* 82, 2707–2718.

NAGEL T.A.; SVOBODA M.; DIACI, J.; 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus–Abies* forest in southeastern Slovenia. *For. Ecol. Manage.* 226, 268-278.

NOTHDURFT, A.; WOLF, T.; RINGELER, A.; BOHNER, J.; SABOROWSKI, J.; 2012. Spatio-temporal prediction of site index based on forest inventories and climate change scenarios. *For. Ecol. Manage.* 279, 97–111.

PEÑUELAS, J.; OGAYA, R.; BOADA, M.; JUMP, A.S.; 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30, 829-837.

PIELOU, E.C.; 1977. Mathematical Ecology. John Wiley & Sons. New York.

POMMERENING, A.; 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry* 75, 305-324.

POMMERENING, A.; STOYAN, D.; 2006. Edge-correction needs in estimating indices of spatial forest structure. *Can. J. For. Res.* 36, 1723-1739.

PRETZSCH, H.; 1996. Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. *Allg. Forst. -u. J.-Ztg.* 167 (11), 213-221.

PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G.; UHL, E.; 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol.* 15, 483-495.

- RICH, P.M.; 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sens. Rev.* 5, 13-29.
- RUBIO-CUADRADO, A.; CAMARERO, J.J.; DEL RÍO, M.; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; RUIZ-PEINADO, R.; BRAVO-OVIEDO, A.; GIL, L.; MONTES, F.; 2018. Long-term impacts of drought on growth and forest dynamics in a temperate beech-oak-birch forest. *Agr. Forest Meteorol.* 259, 48-59.
- RYAN, T.P.; 1997. Modern regression methods. John Wiley & Sons. New York.
- SAS; 2004. SAS/ETS 9.1 User's Guide. SAS Institute Inc. Cary (NC).
- SCHARNWEBER, T.; MANTHEY, M.; CRIEGEE, C.; BAUWE, A.; SCHRÖDER, C.; WILMKING, M.; 2011. Drought matters — declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *For. Ecol. Manage.* 262, 947-961.
- SHANNON, C.E.; WEAVER, W.; 1949. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press. Chicago.
- SIMPSON, E.H.; 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688.
- TALKNER, U.; KRÄMER, I.; HÖLSCHER, D.; BEESE, F.O.; 2010. Deposition and canopy exchange processes in central-German beech forests differing in tree species diversity. *Plant Soil* 336, 405-420.
- THOMSON, A.M.; CALVIN, K.V.; SMITH, S.J.; KYLE, G.P.; VOLKE, A.; PATEL, P.; DELGADO-ARIAS, S.; BOND-LAMBERTY, B.; WISE, M.A.; CLARKE, L.E.; EDMONDS, J.A.; 2011. RCP 4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change* 109, 77-94.
- TYRRELL, L.F.; CROW, T.R.; 1994. Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forest in relation to age. *Ecology* 75, 370-386.
- VAN DER MAATEN, E.; 2012. Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees* 26, 777-788.
- VERA, F.W.M.; 2000. Grazing ecology and forest history. CABI Publishing. Oxon.
- WEBER, J.; 2000. Geostatistische Analyse der Struktur von Waldbeständen am Beispiel ausgewählter Bannwälder in Baden-Württemberg. Berichte Freiburger Forstliche Forschung Heft 20. 133 pp. FVA Baden-Württemberg. Freiburg.
- WIJDEVEN, S.M.J.; 2004. Stand dynamics in Fontainebleau. Dynamics in beech forest structure and composition over 17 years in La Tillaie forest reserve, Fontainebleau, France. Green World Research, Alterra. Wageningen University. Wageningen.
- ZHIWEI, X.; XINGHUA, W.; 2010. Research for information extraction based on wrapper model algorithm. 2010 Second International Conference on Computer Research and Development. Kuala Lumpur, Malaysia, pp. 652-655.