

A E E T

ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTREEcosistemas 25(3): 80-87 [Septiembre-Diciembre 2016]
Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.09Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.MONOGRÁFICO: **Inventarios forestales para el estudio de
patrones y procesos en Ecología**

ecosistemas

REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

El uso de inventarios forestales para entender la evolución, el mantenimiento, y el funcionamiento de la diversidad de especies

O. Godoy¹ y M. Rueda²

(1) Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), CSIC, PO Box 1052, Sevilla 41012, España.

(2) Departamento de Biología de la Conservación, Estación Biológica de Doñana (EBD), CSIC, Calle Américo Vespucio, s/n, 41092, Sevilla, España.

* Autores de correspondencia: O. Godoy [ogodoy@irnas.csic.es] y M. Rueda [mrueda.eco@gmail.com].

> Recibido el 08 de abril de 2016 - Aceptado el 27 de junio de 2016

Godoy, O., Rueda, M. 2016. El uso de inventarios forestales para entender la evolución, el mantenimiento, y el funcionamiento de la diversidad de especies. *Ecosistemas* 25(3): 80-87. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.09

Aunque los inventarios forestales nacionales (IFNs) surgieron con la idea de administrar y gestionar recursos madereros, su uso se ha generalizado entre los ecólogos. Actualmente, los IFNs son usados como herramientas muy útiles para entender la respuesta de los bosques a los distintos motores de cambio global. Sin embargo, los IFNs también pueden servir para responder preguntas mucho más fundamentales en ecología que giran en torno a la evolución, el mantenimiento y el funcionamiento de la diversidad de especies. Los IFNs presentan una exhaustiva y georeferenciada información de comunidades locales a lo largo de amplios gradientes ambientales que pueden acelerar el desarrollo del campo de la biogeografía funcional, la cual trata de entender los factores, mecanismos y procesos que explican la distribución geográfica de las especies a través de sus rasgos funcionales. Igual de importante, los IFNs pueden utilizarse para estudiar las diferencias de nicho entre especies a través de sus respuestas competitivas y predecir cuáles son los determinantes estructurales, ambientales y funcionales de esas diferencias de nicho. Por último, los IFNs pueden servir para entender el efecto de la biodiversidad forestal en la provisión de los múltiples servicios ecosistémicos, no sólo dados por los árboles y el resto de niveles tróficos, así como por el suelo. A pesar de su enorme potencial, los IFNs no están exentos de limitaciones. La falta de homogeneidad de muestreo entre países, la limitación del acceso a la información, así como la inclusión de datos de suelos y de variabilidad intra-específica de rasgos funcionales son aspectos que necesitarían ser resueltos.

Palabras clave: Biogeografía; bosque; multifuncionalidad; nicho; rasgos funcionales; suelo.**Godoy, O., Rueda, M. 2016. National forest inventories as a tool for understanding the evolution, maintenance and functioning of species diversity. *Ecosistemas* 25(3): 80-87. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.09**

Although national forest inventories (NFIs) appeared with the aim of administrate and manage timber resources, its use has been generalised among ecologists. NFIs have been currently proved as very useful tools to understand forest responses to multiple drivers of global change. However, NFIs also allow answering other more fundamental questions in ecology related to understanding the origin, maintenance, and functioning of species diversity. Thanks to the comprehensive and georeferenced information that NFIs present for local communities along broad environmental gradients, they can serve to foster the emergent field of functional biogeography, which aims to understand the factors, mechanisms, and processes explaining the geographic distribution of species through their functional traits. Equally important, NFIs allow investigating differences in species' niche through their competitive responses, and which can be the structural, environmental and functional predictors of these niche differences. Finally, NFIs can serve to study the effects of species diversity in the provision of multiple ecosystem services resulting not only from tree species and other trophic levels but also from forest soils. Despite their enormous potential, NFIs are limited in several aspects, which would be desirable to solve in the near future including lack of homogeneity of sampling protocols between countries, limitation in the data accessibility, linkages between soil and tree data, and inclusion of intra-specific variation in functional traits.

Key words: Biogeography; functional traits; multifunctionality; niche; soil; woodland.

Introducción

Los primeros inventarios forestales, llevados a cabo en países centroeuropeos y diferentes territorios de los Estados Unidos de América, datan del siglo XIX y fueron concebidos con el objetivo primario de conocer y administrar los recursos madereros. Desde estos inicios, donde los esfuerzos de muestreo se centraron prin-

cipalmente en regiones particulares con un alto interés económico, la evolución de los inventarios forestales ha sido enorme. En general, las administraciones de los diferentes países han extendido la caracterización forestal a todo su territorio independientemente del interés maderero de las especies, se han incluido métodos de muestreo que permiten tratar la información de manera estadística, así como una batería de variables para caracterizar en detalle la

estructura de la vegetación, y se han combinado muestreos en el campo con modernas y complejas técnicas de teledetección. Esto ha permitido que la ciencia forestal tenga un peso importante gracias a su capacidad de monitorización forestal y generación de conocimiento y ha convertido a los inventarios forestales nacionales (IFNs) en una herramienta básica para la organización de los recursos naturales de un país. Un buen reflejo de este hecho, es la puesta en marcha durante la última década de IFNs en países de América Latina como Argentina, Chile, México, Perú y Colombia, que se suman a los IFNs más conocidos o que cuentan con más tradición, básicamente los de Europa y Norte América.

Durante los últimos años, la rápida modernización y sobre todo la creciente accesibilidad a los IFNs ha llamado la atención de los ecólogos, que han identificado en éstos una fuente clave para su investigación gracias a la exhaustiva información a escala local que se presenta a lo largo de amplios gradientes ambientales. Los IFNs no solo proveen de información valiosa sobre presencia de especies, cobertura forestal, diámetro y altura de los individuos, sino que en algunos casos también incluyen datos edáficos y diversas variables ambientales que caracterizan el entorno de las parcelas de muestreo. Toda esta información puede ser cruzada, por ejemplo, con datos climáticos o datos de cambio en el uso del suelo para comprender y dar respuesta a cómo los diferentes motores del cambio global influyen en la pérdida de diversidad de especies forestales. Así, por ejemplo, se han usado los IFNs para investigar cómo la pérdida y fragmentación de bosques afecta a la persistencia de especies arbóreas de la península Ibérica (Montoya et al. 2010), cómo la relación entre la probabilidad de ocurrencia de especies arbóreas y la cobertura de bosque varía dependiendo del tipo de dispersión (Montoya et al. 2008), el uso del bosque o la madera como recurso para especies forestales (Kouki et al. 2001; Kurki et al. 2000), el efecto del cambio climático y su interacción con plagas en la mortalidad de árboles (Carnicer et al. 2011; Kurz et al. 2008), el efecto de la deposición de nitrógeno en las dinámicas forestales (Binkley y Högberg 1997; Ciais et al. 2008; Elfving y Tegnhammar 1996; Thomas et al. 2010), o la capacidad de los IFNs para monitorizar y controlar la propagación de especies exóticas invasoras (Corona et al. 2011; Noss 1990).

Un aspecto mucho menos explorado es la utilidad de los datos incluidos en los IFNs para estudiar cuestiones más básicas en ecología, principalmente preguntas que se relacionan con aspectos evolutivos y el mantenimiento de la diversidad de especies. Los IFNs poseen tres características básicas que pueden servir para desarrollar esta línea de investigación significativamente en el futuro: contienen información espacialmente explícita (1 característica) de una elevada diversidad de especies pertenecientes a un amplio abanico de grupos taxonómicos (2 característica) y que por lo tanto muestran contrastadas estrategias funcionales (3 característica). En este artículo exponemos los avances recientes que ha habido hacia la comprensión del origen, del mantenimiento, y del funcionamiento de la diversidad de especies gracias al uso de los IFNs, subrayamos algunas de las posibles líneas futuras de investigación que merecen especial atención, y enumeramos la información adicional que los IFNs podrían incluir para hacerlos herramientas aún más útiles para la investigación en ecología (Fig. 1). Más explícitamente, en este artículo nos referimos al funcionamiento de la diversidad como las propiedades de una comunidad ecológica (e.j. producción de biomasa, reciclaje de nutrientes) que emergen a través de las relaciones de las especies con las características abióticas del ambiente (e.j. clima, suelo) y con la interacción con otras especies (e.j. competencia, depredación).

Patrones, causas y consecuencias de la distribución geográfica de la diversidad de rasgos funcionales

La forma en la que los datos de los inventarios forestales están estructurados, es decir, datos geo-referenciados de ocurrencia de especies a escala local y a lo largo de amplios gradientes ambien-

tales, nos ofrece una magnífica oportunidad para investigar el papel que han tenido los procesos biogeográficos en definir los patrones de composición de especies a escala local (Fig. 1). Para aproximarnos a este objetivo se puede utilizar la visión más tradicional de la biogeografía, es decir, desde el punto de vista de la especie o riqueza de especies (ej. Currie y Paquin 1987). Sin embargo, una manera innovadora de llevar a cabo este tipo de investigación es sustituir la ocurrencia o riqueza de especies por sus características o rasgos funcionales. Ya que mucho de los rasgos que presentan las especies son adaptativos al ambiente (Westoby et al. 2002), e influyen enormemente en la capacidad de evolución y de extinción de las especies (Wiens et al. 2010). Esta nueva aproximación, denominada biogeografía funcional, busca comprender los factores y mecanismos tanto ecológicos como evolutivos que explican la distribución geográfica de los rasgos funcionales a través de los diferentes niveles de organización, desde organismos hasta biomas (Violle et al. 2014). Así, por ejemplo, aunque se sabe el valor adaptativo de muchos rasgos en relación a la tolerancia al frío, sequía, fuego o encharcamiento de los suelos de las especies forestales (He et al. 2012; Laanisto y Niinemets 2015; Niinemets y Valladares 2006; Valladares y Niinemets 2008), prácticamente se desconoce como éstas relaciones adaptativas se distribuyen a lo largo del espacio. La ventaja de relacionar los rasgos funcionales de las especies (ej. altura, área foliar, tamaño de semilla entre otros rasgos) con los datos de los IFNs es la de obtener un valor del rasgo por sitio o parcela del IFN. A partir de ahí, se pueden generar una serie de métricas (ej. media, varianza, media ponderada por abundancia, entre otros valores) que pueden ser representadas gráficamente y relacionadas con variables ambientales, que pueden variar a escalas amplias, como la temperatura o precipitación, o a escalas más regionales o locales como la elevación, la pendiente o datos edáficos. Esta aproximación abre un amplio abanico de oportunidades de investigación, siendo una de las más directas la comprensión del papel que ha jugado la historia evolutiva de múltiples rasgos en la interacción de las especies con el ambiente y por lo tanto en los patrones observados de variación de composición de especies de las comunidades locales.

Una de las principales ventajas de la biogeografía funcional es la posibilidad de conectar las principales teorías ecológicas con la biogeografía más tradicional y superar los aspectos comúnmente criticados de ésta, principalmente su limitación a la hora de proporcionar líneas teóricas para la comprensión y predicción de la respuesta de los ecosistemas a los cambios ambientales. Así, algunas predicciones de cómo las comunidades ecológicas respondieron al clima en el pasado o como lo harán en el futuro han sido cuestionadas (Lavergne et al. 2010), debido principalmente a la dificultad técnica y/o conceptual que los estudios enfocados en especies tienen para incorporar en los modelos predictivos aspectos fundamentales como la interacción entre especies, limitaciones en su dispersión o adaptaciones (Boulangeat et al. 2012; Kissling et al. 2012; Thuiller et al. 2013). Al contrario, al enfocarnos en los rasgos, nuestra capacidad predictiva aumenta, ya que nos permite incluir en los modelos de manera mucho más sencilla la interacción de las especies (siempre que supiéramos que rasgos afectan a la interacción, ver Sección 3), la capacidad de dispersión (ej. tamaño semilla o tipo dispersión) o las tolerancias fisiológicas a los diferentes estreses ambientales (ej. tolerancia al frío, sequía, sombra) (Green et al. 2008). Por ejemplo, si tuviéramos una distribución de especies a lo largo de un gradiente ambiental y conociéramos la relación entre sus rasgos, digamos entre la tolerancia fisiológica de las plantas a la sequía y el diámetro del vaso del xilema, entonces podríamos predecir el cambio en la composición de especies de las comunidades ecológicas en respuesta a la variación en la disponibilidad de agua (Violle et al. 2014). Un estudio parecido al de este ejemplo y usando datos de IFN es el llevado a cabo por Hulshof et al. (2015). Estos autores relacionaron la altura y el diámetro de los árboles a lo largo de los EE.UU. con el objetivo de estudiar la variación entre la alometría en árboles y el clima, una información fundamental para entender diferentes procesos, desde el rendimiento individual hasta el funcionamiento de todo el ecosistema (Henry y Aarssen 1999).

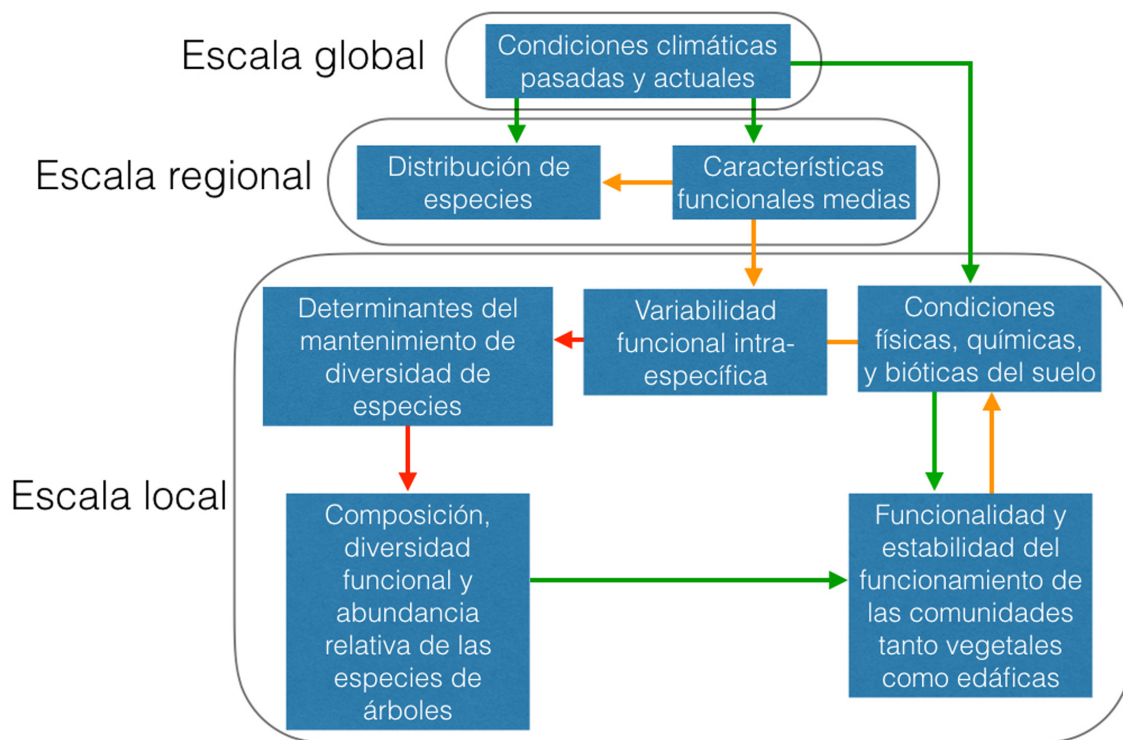


Figura 1. El uso de Inventarios Forestales Nacionales (IFNs) puede servir para entender procesos ecológicos y evolutivos a diferentes escalas. A escalas globales o continentales, los IFNs se han utilizado para entender el papel del clima tanto pasado como actual en la evolución de las medias de los rasgos de las especies que determinan su distribución y por tanto la diversidad de especies de los bosques. Por otra parte, a escalas locales, los IFNs pueden valer para entender procesos competitivos que estructuran la diversidad, y la composición funcional de las comunidades forestales, que son claves a su vez para entender su funcionamiento. A escalas intermedias (regionales), los IFNs se han utilizado para entender como los procesos locales (productividad, competencia, multifuncionalidad) se estructuran en el espacio, y cuáles son sus determinantes abióticos ligados principalmente a clima y suelo. Conectar diferentes escalas es un ejercicio complejo ya que múltiples procesos ocurren simultáneamente influenciados por diferentes factores bióticos y abióticos. Sin embargo, el uso de rasgos funcionales se presenta como una herramienta útil para poder establecer conexiones entre escalas y procesos. Por ejemplo, las condiciones climáticas y edáficas tienen un efecto directo sobre la competencia entre especies y por lo tanto sobre el mantenimiento de la diversidad. Estas relaciones competitivas van a estar determinadas por los rasgos funcionales de las especies que vienen a su vez definidos por sus historias evolutivas. Al mismo tiempo, una vez que la comunidad está ensamblada, poseerá una serie de características funcionales (diversidad, composición funcional) que determina a su vez el funcionamiento y la estabilidad de los servicios ecológicos que la comunidad produce. Finalmente, estos servicios producirán una serie de cambios en las condiciones edáficas de las comunidades que volverán a producir cambios en las relaciones competitivas entre las especies. El color de las flechas indica cómo de exhaustivo han sido estudiadas las relaciones entre los distintos compartimentos, denotando el color verde un gran número de estudios, y el color rojo un bajo número de estudios.

Figure 1. Using National Forest Inventories (NFIs) can serve to understand ecological and evolutionary processes at different scales. At the global or continental scales, NFIs have been used to understand the role of past and present climate in the evolution of the traits that determine species' distribution and, hence, forest species diversity. Conversely, NFIs can serve to understand at the local scale the competitive processes that determine species diversity, and functional composition, which in turn both local variables has been proved relevant for understanding community functioning. At intermediate scales (regional scale), NFIs have been used to understand how local processes (productivity, competition, multifunctioning) are structured across space, and which are their abiotic drivers mainly linked to climate and soil properties. Complexity arises when different scales are combined, as multiple processes are occurring simultaneously across scales due to several abiotic and biotic drivers. A way to approach such complexity can be partially solved by using species functional traits as a tool to establishing linkages across scales and processes. For instance, climate and soil conditions have a direct effect on competitive processes, and hence, on the maintenance of species diversity at local scales. Such competitive interactions are going to be determined by the species functional traits which some of them are constrained by the species evolutionary histories. At the same time, if a given forest community is at a given dynamical equilibrium, it will possess a functional signature (diversity, composition) that determine the functioning and stability of the ecological services that the community provides. Finally, the services provided would have an effect on the community soil properties mediated partly by the tree species traits that will produce in turn feedbacks on the tree species interactions. How intense has been studied such multiple interactions and feedbacks across scales is highlighted by the arrow colour that connects compartments. Green denotes exhaustive research; red denotes little research while orange denotes intermediate research.

A otro nivel, el establecimiento de relaciones robustas entre los rasgos y el ambiente puede ser útil para establecer medidas de las funciones de la biodiversidad en un mapa (Newbold et al. 2012; Swenson et al. 2012). Entre otras cosas, estos mapas funcionales pueden ser usados para comprobar hipótesis ecológicas, extender nuestro conocimiento sobre la función de los ecosistemas, y refinar la nueva generación de modelos globales de vegetación (Reich 2005). Por ejemplo, Swenson y Weiser (2010) combinaron datos del IFN de EE.UU. con datos de rasgos funcionales para explorar la relación entre el medio abiótico (temperatura y precipitación) y la distribución de los rasgos funcionales a escala continental. Los resultados de este trabajo muestran que la distribución geográfica de la media, la varianza, y la asimetría de los rasgos funcionales

más comunes para árboles tanto adultos como plántulas (altura, peso semilla, densidad de la madera y porcentaje de nitrógeno en hoja) pueden ser usados para distinguir tipos de vegetación.

Desde una perspectiva más eco-evolutiva, los datos que nos ofrecen los IFNs también pueden usarse junto a la biogeografía basada en rasgos para explicar o predecir la distribución de las especies (Fig. 1). La idea de que los procesos locales dependen de los regionales es clave en biogeografía (Ricklefs 1987; 2011), por lo que podemos predecir que los patrones encontrados a escalas amplias serán evidentes a escala local. Para ello es necesario asumir que los cambios adaptativos de las especies al medio están inextricablemente unidos a través del tiempo y del espacio (Prinzing 2001). En consecuencia, las estrategias o rasgos funcionales de

las especies representan la respuesta evolutiva a los estreses bióticos y abióticos que operan a diferentes escalas geográficas, desde unos pocos metros a escala continental, y a través del tiempo evolutivo, determinando finalmente que los clados de diferentes organismos, árboles en nuestro caso, se distribuyan en diferentes lugares geográficos. A esto hay que sumarle que la respuesta evolutiva a los estreses ambientales depende de la tendencia de los linajes a retener los rasgos relacionados con el nicho a través de los eventos de especiación, en lo que ha venido a denominarse conservadurismo de nicho filogenético (Ackerly 2003; Wiens et al. 2010). Una manera de utilizar esta base teórica junto a datos de IFNs sería, por ejemplo, cruzar datos de las comunidades locales de los IFNs con análisis macroevolutivos de la evolución de los rasgos de las especies que forman esas comunidades (ej. señal filogenética, conservadurismo de nicho, correlaciones filogenéticas). Así, por ejemplo, Hawkins et al. (2014) calcularon la edad evolutiva media (a escala de familia) que tienen las especies de cada parcela del IFN de los EE.UU. y lo relacionaron con valores medios de diferentes rasgos a escala de parcela y variables climáticas, para demostrar que los gradientes de diversidad de bosques templados en el hemisferio norte y que se han encontrado en el registro fósil tienen una estructura filogenética de tolerancia al frío.

Mantenimiento de la diversidad de árboles a escalas amplias a través de respuestas locales

Como consecuencia de la evolución y extinción de especies a escalas temporales amplias, y procesos migratorios a escalas temporales más cortas, las comunidades forestales presentan un elevado gradiente de biodiversidad a escalas geográficas amplias, desde lugares donde las comunidades son monoespecíficas o contienen unas pocas especies dominantes hasta comunidades que presentan una elevada diversidad de árboles. En gran medida, estos gradientes están determinados directamente por las respuestas funcionales de las especies a determinados limitantes ambientales como el frío y la sequía que modulan sus tasas vitales como la reproducción y la mortalidad de adultos y juveniles (Castro et al. 2004; Condit et al. 2013; Engelbrecht et al. 2007; Hawkins et al. 2014; Purves 2009) pero también por las relaciones entre especies, principalmente a través de la competencia directa con otras especies de árboles o competencia aparente por patógenos y herbívoros (Caham et al. 2006; Carnicer et al. 2011; Godoy et al. 2015; Gómez-Aparicio et al. 2011; Holt 1977; Johnson et al. 2012). Se han realizado grandes esfuerzos para determinar la contribución relativa del ambiente y la interacción con otras especies a la coexistencia (Kraft et al. 2008; Kraft et al. 2015; Webb et al. 2002), pero más allá del mecanismo específico que esté actuando, los ecólogos han recurrido al concepto de nicho para tratar de entender por qué las especies coexisten sin excluirse unas a otras (Chase y Leibold 2003; Chesson 2000; Hutchinson 1961; Levine y HilleRisLambers 2009; MacArthur y Levins 1967; Soberón 2007). Actualmente la idea de nicho más ampliamente aceptada y con la que más se ha trabajado usando datos de IFNs es la definida por Evelyn Hutchinson. En ésta, se describe al nicho como un hipervolumen con n -dimensiones, donde cada dimensión está definida por cada uno de los recursos y las condiciones ambientales que requieren las especies para que sus poblaciones persistan (Hutchinson 1957). Los principales factores para los árboles serían, entre otros, la cantidad de luz, precipitación, nutrientes, temperatura, patógenos, herbívoros y mutualistas. La clave para la coexistencia es que las especies de árboles deben diferir en algunos de estos ejes haciendo que sus hipervolumenes sean diferentes. Esta definición ha inspirado estudios posteriores en la búsqueda del "nicho fundamental" de las especies forestales a través de sus distribuciones climáticas, que sería el rango total de condiciones ambientales en las que una especie dada puede habitar, y el "nicho efectivo" que sería el subvolumen que no está solapado con otras especies del cuál obtienen los recursos para mantener una población viable (Chune 2010; Guisan y Thuiller 2005; Morin y Thuiller 2009; Pearson y Dawson 2003).

A pesar de los progresos realizados, la definición del nicho fundamental usando el concepto de hipervolumen propuesto por Hutchinson no está exento de crítica. Conceptualmente, se desconoce cuáles y cuántas son las variables que definen el nicho de cada especie y por pura definición no hay un límite establecido en la definición de este hipervolumen, aunque existen esfuerzos recientes en esa dirección (Blonder et al. 2014). Metodológicamente, obtener información que defina el nicho de cada especie sólo es posible para unas pocas variables relacionadas con el clima, el suelo, y las características fisiográficas del terreno, mientras que la información es muy limitada para otras variables importantes como los nutrientes del suelo, o los mutualistas y patógenos. Esto permite calcular el nicho de las especies para escalas amplias pero no para las escalas locales, que es la escala fundamental donde ocurren las interacciones. Además, éstas definiciones de nicho, y la separación entre nicho fundamental y nicho efectivo se basan en modelos de distribución de especies (ver por ejemplo Elith y Leathwick 2009; Guisan y Thuiller 2005; Jiménez-Valverde et al. 2008; Zimmermann et al. 2010), los cuales poseen una serie de presunciones que son difíciles de asumir como que las especies están en equilibrio en su área de distribución, que no existen barreras biogeográficas ni procesos históricos que limiten su distribución, y además no se tiene en cuenta la competencia inter- e intra-específica por los recursos, aunque de nuevo esfuerzos para controlar estas asunciones se están teniendo en cuenta (García-Valdés et al. 2013; Gavin et al. 2014; Rodríguez-Sánchez y Arroyo 2008).

Una alternativa a utilizar los datos de presencia/ausencia de las especies de los IFNs, es utilizar los datos de vecindades que presentan. Aunque la metodología para definir esa vecindad difiere según el IFN considerado, en general, los inventarios recogen información sobre el número, el tamaño, la identidad y la distancia que existen entre cada uno de los distintos individuos que componen la vecindad. Incluso en algunos IFNs existe información del número de individuos adultos y del número de plántulas que existe dentro de cada vecindad. Claros ejemplos de la disponibilidad de esta información vienen recogidos en los IFNs de España, Francia, Suiza, México, o Estados Unidos. La estructura de estos datos permite evaluar el nicho de las especies utilizando una aproximación Eltoniana. Para ello, nos aproximamos a la definición dada por Charles Sutherland Elton, quién considera que el nicho se define con respecto a las necesidades de captar recursos por los organismos e introduce la idea que en esa acción de acaparar recursos, las especies tienen un efecto sobre el ambiente y responden al efecto de otras especies (Chase y Leibold 2003). Estas vecindades nos permiten saber la respuesta de las especies a la interacción con otras especies. Si las interacciones entre especies de árboles son de respuesta negativa suele ser interpretada como procesos de competencia y si son de respuesta positiva como procesos de facilitación. En más detalle, la magnitud de la respuesta negativa o positiva puede ser calculada como una función que mide cambios en la eficacia biológica (i.e. *fitness*) de los individuos de una determinada especie a medida que la fuerza de la interacción con otros organismos aumenta, bien porque aumenta el número de vecinos y/o bien porque los individuos están más próximos entre sí y son más grandes. Estos cambios de eficacia biológica pueden ser medidos a través de la mortalidad, y el crecimiento radial de individuos adultos y/o la relación del número de plántulas con respecto al número de adultos (Godoy et al. 2015; Johnson et al. 2012; Kunstler et al. 2011; Kunstler et al. 2016; Ruiz-Benito et al. 2013). Esta aproximación reciente está permitiendo evaluar si las diferencias de nicho entre especies que ocurren cuando la competencia intra-específica es mayor que la competencia inter-específica juegan un rol principal en el mantenimiento de la diversidad de especies. Por ejemplo, Johnson et al. (2012) vieron que la mayor diversidad de árboles en los bosques del este de EE.UU. ocurren en aquellos lugares donde la comunidad está compuesta por especies que presentan mayor magnitud negativa de competencia intra-específica.

Las herramientas metodológicas para la estimación del nicho de las especies en función de cómo responden demográficamente a la

competencia con ellas mismas y con otras especies tiene carácter fenomenológico. Es decir, se pueden medir las diferencias de nicho entre especies (ver por ejemplo [Chesson 2012](#); [Godoy y Levine 2014](#)) pero no se sabe cuáles son los factores que están determinando estas diferencias. En otras palabras, no sabemos cuáles son los factores que producen un mayor solapamiento de los volúmenes n-dimensionales a los que Hutchinson se refería. Al no conocer estos determinantes, el poder de predicción que se tiene actualmente de los factores que promueven diferencias de nicho entre especies a lo largo de gradientes ambientales es poco o nulo. No obstante, se están empezando a dar los primeros pasos en tratar de desvelar el papel que juegan los rasgos funcionales en estas relaciones de competencia intra- e inter-específicas usando para ello los IFNs. Por ejemplo, [Godoy et al. \(2015\)](#) utilizando el inventario forestal de los EE.UU. vieron que la magnitud de competencia intra-específica en el reclutamiento de 164 especies forestales de los bosques del este de los EE.UU. están determinados por el contenido en nitrógeno en hojas por unidad de masa, densidad de la madera, tamaño de semilla y tolerancia al frío. Así, las especies con mayores valores en los tres rasgos funcionales, pero menor tolerancia al frío, ejercen los mayores efectos competitivos intra-específicos. Esta combinación de rasgos está asociada a una mayor tolerancia de los árboles a la sombra ([Kobe y Vriesendorp 2011](#); [Valladares y Niinemets 2008](#)), que combinado con trabajos previos apuntando en el mismo sentido ([Kunstler et al. 2011](#)) parece indicar que la tolerancia a la sombra sería un factor simple en la explicación de las diferencias de nicho entre especies. Sin embargo, se necesita más investigación en ese sentido, y sobre todo en la evaluación simultánea de cómo los rasgos de las especies determinan la competencia intra-específica en relación a la competencia inter-específica ([Fig. 1](#)). Es cierto también que los rasgos funcionales de las especies forestales pueden promover procesos que no estabilizan la diversidad entre especies sino que promueven dominancia competitiva. Por ejemplo [Kunstler et al. \(2012\)](#), observaron con los datos del IFN francés que cuatro rasgos funcionales (altura, área foliar específica, densidad de madera, y tamaño de semilla) están asociados con la capacidad competitiva de las especies. Más específicamente, sus resultados mostraban claramente que especies con mayor densidad de madera y mayor área foliar específica tenían mayores efectos competitivos.

Finalmente, más allá de la utilización de rasgos funcionales para predecir las diferencias de nicho entre especies como una diferencia estática, se puede entender que el nicho de las especies es dinámico y que puede evolucionar con la ontogenia de los individuos. Así, de la misma manera que las interacciones competitivas entre plantas cambia de competencia a facilitación con la ontogenia ([Soliveres et al. 2010](#)), los efectos competitivos de las diferentes especies de árboles cambian con la edad del bosque. Por ejemplo, es común observar con los IFNs españoles que cuanto más antiguo es el bosque mayores son los efectos competitivos debido a que los individuos son más grandes, aunque lo importante es que estas relaciones competitivas están moduladas por las condiciones ambientales. Por ejemplo, para los ecosistemas forestales de la península Ibérica se ha demostrado que las condiciones séricas magnifican los efectos competitivos de los vecinos medidos como reducción en el crecimiento radial de los árboles ([Gómez-Aparicio et al. 2011](#)). De manera similar, la competencia interacciona con la temperatura incrementando la tasa de mortalidad de las especies de árboles más abundantes ([Ruiz-Benito et al. 2013](#)). A pesar de estos progresos, queda aún por explorar como se estructura a lo largo de amplios gradientes ambientales la interacción entre clima y competencia intra- e inter-específica.

Aspectos aplicados de la evolución y el mantenimiento de la diversidad: funcionamiento y servicios ecosistémicos de las comunidades forestales

En su interacción con el ambiente y/o con otros individuos, las especies responden de una manera específica respecto a su cre-

cimiento radial, mortalidad, producción de hojas, estructura del individuo (tanto copa como sistema radicular) y fecundidad. Cuanto mayor es la diversidad de un bosque mayor es el abanico de respuestas de la comunidad, y esa relación positiva es la base para entender no sólo por qué las comunidades más diversas son igual o más productivas que las comunidades monoespecíficas sino por qué son más estables en su productividad a lo largo del tiempo ([Cardinale et al. 2002](#); [Hooper et al. 2005](#)). Los IFNs pueden ser una herramienta para entender la relación entre la diversidad y los múltiples servicios ecosistémicos que los bosques suministran ([Fig. 1](#)). En uno de los primeros trabajos en este sentido, y utilizando el IFN de EE.UU., los autores vieron que los bosques más diversos eran capaces de producir más madera que los menos diversos, y que la diversidad dependía del estado sucesional del bosque ([Caspersen y Pacala 2001](#)). Estudios posteriores con el IF de Cataluña, demostraron que no sólo influye la riqueza sino también la diversidad de grupos funcionales en los bosques, siendo los bosques mixtos más productivos en términos de producción de madera que los bosques esclerófilos o los bosques de coníferas ([Vilà et al. 2007](#)). Este resultado sugiere el papel tan importante que tienen los rasgos funcionales en la respuesta de los árboles al ambiente. Es importante tener en cuenta que la relación entre diversidad de especies o diversidad funcional y funcionamiento de múltiples servicios ecosistémicos no es lineal. Por ejemplo, [Ruiz-Benito et al. \(2014a\)](#) vieron que los mayores cambios de almacenamiento de carbono y productividad en árboles ocurren cuando los niveles de diversidad funcional son bajos y se saturan a medida que la diversidad funcional aumenta. Esta relación no lineal es común para los distintos tipos de bosques de España. Además, en estas relaciones complejas entre diversidad y productividad no nos podemos olvidar del papel fundamental que juega el clima. Condiciones estresantes para el desarrollo vegetal, como el efecto combinado de aumentos en temperatura y menor disponibilidad de agua, hace que los bosques sean menos productivos ([Ruiz-Benito et al. 2014b](#); [Vayreda et al. 2012](#)), lo que sugiere importantes implicaciones en el futuro y la continuidad de la multifuncionalidad de los bosques bajo los escenarios de cambio climático predichos. Por ejemplo, [Vayreda et al. \(2012\)](#) comparando datos del IFN de España recogidos en dos momentos distintos vieron que la reducción de precipitaciones en la última década está reduciendo el crecimiento y la acumulación de carbono, un efecto que se está agravando en las zonas más húmedas. Un aspecto importante a resaltar es que los autores de este estudio también vieron que los efectos negativos del cambio climático pueden verse compensados con la gestión de los bosques. En principio se podría pensar que una reducción de la densidad de individuos, especialmente en aquellas zonas abandonadas, podría servir para que hubiera más recursos disponibles (principalmente agua) con la finalidad de que el resto de individuos crezca mejor y por lo tanto acumulen más carbono. Sin embargo, [Gómez-Aparicio et al. \(2011\)](#) han puesto de relevancia que las condiciones de gestión tienen que ser específicas para cada especie, ya que existen diferencias muy marcadas en la manera en que los árboles más abundantes de la península Ibérica responden a la competencia en función de las condiciones ambientales. Así, para especies como el *Pinus sylvestris* los autores sugieren prácticas de gestión activas para su conservación, ya que es una de las especies más sensibles a la competencia bajo condiciones hídricas estresantes.

Uno de los desafíos más interesantes de cara al futuro es utilizar los datos de los IFNs para entender la multifuncionalidad de los bosques más allá del crecimiento y la acumulación de carbono de los propios árboles medidos. Es decir, queda por comprender el papel que juega la diversidad forestal en la multifuncionalidad de otros organismos y otros niveles tróficos. A pesar de su importancia, los trabajos en este sentido todavía son escasos. Hasta la fecha sólo un trabajo, utilizando el IFN de Suecia, ha explorado como la diversidad forestal influye en otros servicios no suministrados por los árboles, más específicamente, en la acumulación de materia orgánica en el suelo, la producción de frutos silvestres o la caza ([Gamfeldt et al. 2013](#)). Según lo esperado, este estudio encontró que una mayor diversidad de árboles está positivamente relacio-

nada con la productividad de estos servicios ecosistémicos, pero lo más interesante quizás es que ninguna especie de árbol es capaz de producir todos los servicios a la vez, habiendo incluso compromisos de producción entre ellos. En términos prácticos, este estudio señala que no sólo es necesario mantener una diversidad local, sino también una diversidad regional para poder disfrutar de los distintos servicios ecosistémicos que los bosques suministran. Como ya hemos visto en las dos secciones anteriores esta diversidad regional depende tanto de la historia evolutiva de las especies en su adaptación al ambiente como de sus relaciones competitivas con otras especies.

Limitaciones en el uso de los IFNs

Actualmente, existen IFNs para unos 40 países, cubriendo aproximadamente 2.4 billones de hectáreas de bosque, es decir más de la mitad del área forestal de la tierra (Tomppo et al. 2010). Sin embargo, a pesar del gran esfuerzo que están realizando los diferentes países para lograr una mayor comprensión del funcionamiento de sus bosques, en general estos esfuerzos están inconexos, lo que limita el uso de los datos contenidos en los IFNs por la comunidad científica. Por un lado, los protocolos de muestreo entre países y entidades internacionales y científicas no están aunados bajo un mismo criterio, a pesar de haber existido iniciativas en estos sentidos (Chirici et al. 2011). Por otro lado, muchos de los datos de los diferentes países no son públicos o no tienen un acceso fácil. Un ejemplo claro de esta limitación lo ejemplifica Kunstler et al. (2016). Este trabajo reciente que muestra los efectos competitivos a nivel global que ejercen los distintos rasgos funcionales de los árboles, utiliza principalmente datos de IFNs de países del hemisferio Norte que tienen datos accesibles por el público, como Francia o España, pero no de otros países del entorno europeo como Alemania, Italia o Polonia que a pesar de realizar IFNs regularmente, en general no facilitan el acceso de la comunidad científica a esta información. El problema se agrava cuando nos extendemos a las zonas tropicales y subtropicales que desafortunadamente no están representadas, a pesar de que existen IFNs en países de Latinoamérica como Argentina, Colombia o México. Los autores de este trabajo han tratado de disponer de estos datos a través de título personal o a través de proyectos europeos como la Acción COST FP1403 (Non-native tree species for European forests - experiences, risks and opportunities (NNEXT)) y la respuesta siempre ha sido negativa.

En este artículo de revisión se ha mencionado en numerosas ocasiones el uso de rasgos en combinación con los datos de los IFNs para entender la evolución y el mantenimiento de la diversidad de especies a grandes escalas. Sin embargo, hay que tener en cuenta varias limitaciones a la hora de abordar este tipo de estudio. Primero, los valores de los rasgos se asignan a nivel de especie, es decir, no se tienen en cuenta adaptaciones potenciales a nivel poblacional o variación intra-específica de los rasgos, por lo que se asume que a lo largo de un gradiente ambiental la misma especie muestra el mismo rasgo, cosa que no es cierta. El problema no tiene fácil solución puesto que de momento no existe información intra-específica a grandes escalas y menos aún a escala intra-poblacional. Sin embargo, el debate sobre la importancia o necesidad de tener en cuenta la variación intra-específica a escalas macro-ecológicas, cuando de por sí se espera que suponga en torno al 25-30% de la variación total de las comunidades, está abierto (ver, por ejemplo, Albert et al. 2012; Cordlandwehr et al. 2013; Siefert et al. 2015). Quizás el único rasgo del que existe amplia información sobre su variación intra-específica entre y dentro de poblaciones es la altura. Recientemente, variaciones locales en altura han servido para relacionar la severidad del clima con la diversidad de especies forestales usando el IFN de EE.UU. (Marks et al. 2016). ¿Sería la información sobre la altura suficiente para entender el papel de la variabilidad intra-específica en otros procesos ecológicos y evolutivos? Es complicado dar una respuesta positiva. Por ejemplo, la altura no puede ser utilizada para entender relaciones de competencia ya que no es posible establecer si variaciones en la altura observada

entre individuos es un efecto o una respuesta a la competencia. Tampoco, se puede utilizar la variación en altura para estudios evolutivos a macro escala, ya que la altura es un rasgo muy plástico con poca o nula señal filogenética. En definitiva, es urgente entender el efecto de la variabilidad intra-específica en la evolución y el mantenimiento de la diversidad de especies forestales, pero esa tarea no puede ser correctamente llevada a cabo si no se dispone de información de un amplio abanico de rasgos funcionales.

La segunda limitación radica en que en general la información sobre rasgos es incompleta, ya que a menudo las bases de datos globales de rasgos como TRY o SALVIAS están sesgadas hacia unos pocos rasgos que son muy fáciles de medir (en plantas, por ejemplo, caracterización de las hojas, peso de semilla o altura), mientras que otros rasgos están disponibles sólo para un subconjunto de especies (ej. alelopatía o grosor de la corteza) (Kattge et al. 2011). Esta limitación puede solucionarse parcial o totalmente usando métodos de imputación de datos, que permiten rellenar los espacios vacíos de las bases de datos para un rasgo y una especie dada usando información de otros rasgos y especies o bien datos filogenéticos (Penone et al. 2014; Schrodt et al. 2015).

Finalmente, algunos IFNs como los de EE.UU., México, España o Suecia están incluyendo no sólo información sobre las comunidades de árboles sino también sobre las características edáficas de los suelos. Es innegable la estrecha relación que existe entre los componentes de suelo y de la vegetación, tanto para la dinámica poblacional de especies de árboles como para el funcionamiento de los ecosistemas. Sería deseable, por tanto, que los responsables de los IFNs en su camino de unificar criterios, también establecieran protocolos de análisis físico-químico de los suelos.

Conclusiones

Sin duda los IFNs suponen una herramienta muy útil para los ecólogos. Gracias a la exhaustiva información georreferenciada a nivel local de la estructura, composición e interacción entre árboles a lo largo de amplios gradientes ambientales se pueden realizar grandes progresos para conocer en detalle aspectos clave de la evolución, mantenimiento y funcionamiento de la diversidad de especies. Por ejemplo, es posible estudiar el papel de los rasgos funcionales en la evolución y distribución de especies de árboles gracias al valor adaptativo de los rasgos al ambiente. Los IFNs, también pueden valer para entender qué tipo de diferencias (ambientales, funcionales, estructurales) promueven la diversidad de especies, y cuál es el resultado de la distribución e interacción entre especies en el funcionamiento de ecosistemas y aprovisionamiento de recursos que necesita el ser humano. Esto supone un gran avance frente a aproximaciones experimentales previas que están limitadas tanto por la escala muy localizada de sus experimentos como por la relativa baja diversidad de especies. Sin embargo, el uso de los IFNs no está exento de limitaciones. Mucho de los países con IFN no permiten el acceso a la información y muchas de las regiones tropicales y subtropicales no están siendo muestreadas debido a la idiosincrasia propia de esos países (ej. falta de presupuesto, dificultad acceso a las zonas muestreo). Además, los IFNs deberían evolucionar hacia la inclusión de información adicional acerca de las características funcionales de la vegetación y de los suelos donde habitan. Aún así, creemos que los IFNs tendrán un peso creciente para continuar respondiendo preguntas básicas en ecología que giran en torno al origen y diversidad de especies, preguntas que son esenciales para entender y predecir los efectos del cambio global sobre los bosques del planeta.

Referencias

- Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164(S3):S165-S184.
- Albert, C.H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., Thuiller, W. 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121(1):116-126.

- Binkley, D., Högborg, P. 1997. Does atmospheric deposition of nitrogen threaten swedish forests? *Forest Ecology and Management* 92(1):119-152.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B.J. 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23(5):595-609.
- Boulangeat, I., Gravel, D., Thuiller, W. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology letters* 15(6):584-593.
- Canham, C.D., Papaik, M.J., Uriarte, M., McWilliams, W.H., Jenkins, J.C., Twery, M. J. 2006. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in new england forests. *Ecological Applications* 16(2):540-554.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A., Collins, S.L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415(6870):426-429.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sánchez, G., Peñuelas, J. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(4):1474-1478.
- Caspersen, J.P., Pacala, S.W. 2001. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research* 16(5):895-903.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: Consequences of being in a marginal mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92(2):266-277.
- Chase, J.M., Leibold, M. A. 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31(1):343-366.
- Chesson, P. 2012. Species competition and predation. En: Leemans, R. (ed.). *Ecological systems*, pp 223-256. Selected Entries from the Encyclopedia of Sustainability Science and Technology. Springer International Publishing AG. Cham, Suiza.
- Chirici, G., Winter, S., McRoberts, R.E. 2011. *National forest inventories: Contributions to forest biodiversity assessments*. Springer International Publishing AG. Cham, Suiza.
- Chaine, I. 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1555):3149-3160.
- Ciais, P., Schelhaas, M., Zaehle, S., Piao, S., Cescatti, A., Liski, J., Luysaert, S., Le-Maire, G., Schulze, E.-D., Bouriaud, O. 2008. Carbon accumulation in european forests. *Nature Geoscience* 1(7):425-429.
- Condit, R., Engelbrecht, B. M., Pino, D., Pérez, R., Turner, B. L. 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(13):5064-5068.
- Cordlandwehr, V., Meredith, R.L., Ozinga, W.A., Bekker, R.M., Groenendaal, J.M., Bakker, J.P. 2013. Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *Journal of Ecology* 101(3):662-670.
- Corona, P., Chirici, G., McRoberts, R.E., Winter, S., Barbati, A. 2011. Contribution of large-scale forest inventories to biodiversity assessment and monitoring. *Forest Ecology and Management* 262(11):2061-2069.
- Currie, D.J., Paquin, V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329(6137):326-327.
- Elfving, B., Tegnhammar, L. 1996. Trends of tree growth in swedish forests 1953-1992: An analysis based on sample trees from the national forest inventory. *Scandinavian Journal of Forest Research* 11(1-4):26-37.
- Elith, J., Leathwick, J.R. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40(1):677.
- Engelbrecht, B.M., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447(7140):80-82.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Froberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusinski, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andren, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J. 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4: 1340.
- García-Valdés, R., Zavala, M.A., Araújo, M.B., Purves, D.W. 2013. Chasing a moving target: Projecting climate change-induced shifts in non-equilibrial tree species distributions. *Journal of Ecology* 101(2):441-453.
- Gavin, D.G., Fitzpatrick, M.C., Gugger, P.F., Heath, K.D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S.Z., Hampe, A., Hu, F.S., Ashcroft, M.B., Bartlein, P.J. 2014. Climate refugia: Joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist* 204(1):37-54.
- Godoy, O., Levine, J.M. 2014. Phenology effects on invasion success: Insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology* 95(3):726-736.
- Godoy, O., Rueda, M., Hawkins, B.A. 2015. Functional determinants of forest recruitment over broad scales. *Global Ecology and Biogeography* 24(2):192-202.
- Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A. 2011. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in iberian forests: Implications for forest management under global change. *Global Change Biology* 17(7):2400-2414.
- Green, J.L., Bohannan, B.J., Whitaker, R.J. 2008. Microbial biogeography: From taxonomy to traits. *Science* 320(5879):1039-1043.
- Guisan, A., Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8(9):993-1009.
- Hawkins, B.A., Rueda, M., Rangel, T.F., Field, R., Diniz-Filho, J.A.F. 2014. Community phylogenetics at the biogeographical scale: Cold tolerance, niche conservatism and the structure of north american forests. *Journal of Biogeography* 41(1):23-38.
- He, T., Pausas, J.G., Belcher, C.M., Schwilk, D.W., Lamont, B.B. 2012. Fire-adapted traits of pinus arose in the fiery cretaceous. *New Phytologist* 194(3):751-759.
- Henry, H., Aarssen, L. 1999. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: Biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology letters* 2(2):89-97.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology* 12(2):197-229.
- Hooper, D., Chapin iii, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1):3-35.
- Hulshof, C.M., Swenson, N.G., Weiser, M.D. 2015. Tree height-diameter allometry across the united states. *Ecology and evolution* 5(6):1193-1204.
- Hutchinson, G.E. 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks* 22415-427.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95(882):137-145.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: The importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14(6):885-890.
- Johnson, D.J., Beaulieu, W.T., Bever, J.D., Clay, K. 2012. Conspecific negative density dependence and forest diversity. *Science* 336(6083):904-907.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I. 2011. Try—a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17(9):2905-2935.
- Kissling, W.D., Dormann, C.F., Groeneveld, J., Hickler, T., Kühn, I., McInerney, G.J., Montoya, J.M., Römermann, C., Schiffers, K., Schurr, F.M. 2012. Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multi-species assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography* 39(12):2163-2178.
- Kobe, R.K., Vriesendorp, C.F. 2011. Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology letters* 14(5):503-510.
- Kouki, J., Löfman, S., Martikainen, P., Rouvinen, S., Uotila, A. 2001. Forest fragmentation in fennoscandia: Linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16(S3):27-37.
- Kraft, N.J., Valencia, R., Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science* 322(5901):580-582.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29(5):592-599.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A. 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology* 99(1):300-312.

- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D.A., Hui, F., Kooyman, R.M., Laughlin, D.C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S.J. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529(7585):204-207.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Kattge, J., Coomes, D.A. 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecology Letters* 15(8):831-840.
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P., Linden, H. 2000. Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology* 81(7):1985-1997.
- Kurz, W.A., Dymond, C., Stinson, G., Rampley, G., Neilson, E., Carroll, A., Ebata, T., Safranyik, L. 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* 452(7190):987-990.
- Laanisto, L., Niinemets, Ü. 2015. Polytolerance to abiotic stresses: How universal is the shade-drought tolerance trade-off in woody species? *Global Ecology and Biogeography* 24(5):571-580.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., Ronce, O. 2010. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41:321-350.
- Levine, J.M., HilleRisLambers, J. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461(7261):254-257.
- MacArthur, R., Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101(921):377-385.
- Marks, C.O., Muller-Landau, H.C., Tilman, D. 2016. Tree diversity, tree height and environmental harshness in eastern and western North America. *Ecology Letters* 19(7):743-751.
- Montoya, D., Albuquerque, F.S., Rueda, M., Rodríguez, M.A. 2010. Species' response patterns to habitat fragmentation: Do trees support the extinction threshold hypothesis? *Oikos* 119(8):1335-1343.
- Montoya, D., Zavala, M.A., Rodríguez, M.A., Purves, D.W. 2008. Animal versus wind dispersal and the robustness of tree species to deforestation. *Science* 320(5882):1502-1504.
- Morin, X., Thuiller, W. 2009. Comparing niche-and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology* 90(5):1301-1313.
- Newbold, T., Butchart, S.H., Şekercioğlu, Ç.H., Purves, D.W., Scharlemann, J.P. 2012. Mapping functional traits: Comparing abundance and presence-absence estimates at large spatial scales. *PLoS one* 7(8):e44019.
- Niinemets, Ü., Valladares, F. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76(4):521-547.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4(4):355-364.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12(5):361-371.
- Penone, C., Davidson, A.D., Shoemaker, K.T., Di Marco, M., Rondinini, C., Brooks, T.M., Young, B.E., Graham, C.H., Costa, G.C. 2014. Imputation of missing data in life-history trait datasets: Which approach performs the best? *Methods in Ecology and Evolution* 5(9):961-970.
- Prinzing, A. 2001. The niche of higher plants: Evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268(1483):2383-2389.
- Purves, D.W. 2009. The demography of range boundaries versus range cores in eastern us tree species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276(1661):1477-1484.
- Reich, P.B. 2005. Global biogeography of plant chemistry: Filling in the blanks. *New Phytologist* 168(2):263-266.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235(4785):167-171.
- Ricklefs, R.E. 2011. A biogeographical perspective on ecological systems: Some personal reflections. *Journal of Biogeography* 38(11):2045-2056.
- Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J. 2008. Reconstructing the demise of tethyan plants: Climate-driven range dynamics of laurus since the pliocene. *Global Ecology and Biogeography* 17(6):685-695.
- Ruiz-Benito, P., Lines, E.R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Coomes, D.A. 2013. Patterns and drivers of tree mortality in iberian forests: Climatic effects are modified by competition. *PLoS one* 8(2):e56843.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., Zavala, M.A. 2014a. Diversity increases carbon storage and tree productivity in spanish forests. *Global Ecology and Biogeography* 23(3):311-322.
- Ruiz-Benito, P., Madrigal-Gonzalez, J., Ratcliffe, S., Coomes, D.A., Kändler, G., Lehtonen, A., Wirth, C., Zavala, M.A. 2014b. Stand structure and recent climate change constrain stand basal area change in European forests: A comparison across boreal, temperate, and Mediterranean biomes. *Ecosystems* 17(8): 1439-1454.
- Schrodt, F., Kattge, J., Shan, H., Fazayeli, F., Joswig, J., Banerjee, A., Reichstein, M., Bönisch, G., Díaz, S., Dickie, J. 2015. Bhpmp—a hierarchical bayesian approach to gap-filling and trait prediction for macroecology and functional biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 24(12):1510-1521.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.M., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., Wardle, D.A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18(12):1406-1419.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10(12):1115-1123.
- Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F., Olano, J. 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12(3):227-234.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Kerkhoff, A.J., Boyle, B., Weiser, M.D., Elser, J.J., Fagan, W.F., Forero-Montaña, J., Fyllas, N. 2012. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in north and south america. *Global Ecology and Biogeography* 21(8):798-808.
- Swenson, N.G., Weiser, M.D. 2010. Plant geography upon the basis of functional traits: An example from eastern north american trees. *Ecology* 91(8):2234-2241.
- Thomas, R.Q., Canham, C.D., Weathers, K.C., Goodale, C.L. 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the us. *Nature Geoscience* 3(1):13-17.
- Thuiller, W., Münkemüller, T., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Schiffrers, K., Gravel, D. 2013. A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters* 16(s1):94-105.
- Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E., Gabler, K., Schadauer, K., Vidal, C., Lanz, A., Ståhl, G., Cienciala, E. 2010. National forest inventories. *Pathways for Common Reporting. European Science Foundation*, pp. 541-553.
- Valladares, F., Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:237-257.
- Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Gracia, M., Retana, J. 2012. Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in spanish forests. *Global Change Biology* 18(3):1028-1041.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J. J., Mata, T., Obón, B. 2007. Species richness and wood production: A positive association in mediterranean forests. *Ecology Letters* 10(3):241-250.
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J., Kattge, J. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(38):13690-13696.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1):125-159.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13(10):1310-1324.
- Zimmermann, N.E., Edwards, T.C., Graham, C.H., Pearman, P.B., Svenning, J.C. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography* 33(6):985-989.