

# Retos y oportunidades en el uso de Inventarios Forestales Nacionales para el estudio de la relación entre la diversidad y el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos en bosques

S. Ratcliffe<sup>1</sup>, P. Ruiz-Benito<sup>2,3</sup>, G. Kändler<sup>4</sup>, M. A. Zavala<sup>3</sup>

(1) Department of Systematic Botany and Functional Biodiversity, University of Leipzig, Johannisallee 21-23, 04103 Leipzig.

(2) Biological and Environmental Sciences, Faculty of Natural Sciences, University of Stirling, FK9 4LA Stirling.

(3) Grupo de Ecología y Restauración Forestal, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, Edificio de Ciencias, Campus Universitario, 28805 Alcalá de Henares, Madrid.

(4) Forest Research Institute Baden-Württemberg, Wonnhaldestrasse 4, 79100 Freiburg.

\* Autor para la correspondencia: Sophia Ratcliffe [[sophia.ratcliffe@uni-leipzig.de](mailto:sophia.ratcliffe@uni-leipzig.de)].

> Recibido el 13 de mayo de 2016 - Aceptado el 02 de agosto de 2016

**Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Kändler, G., Zavala, M. A. 2016. Retos y oportunidades en el uso de Inventarios Forestales Nacionales para el estudio de la relación entre la diversidad y el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos en bosques. *Ecosistemas* 25(3): 60-69. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.07**

Los Inventarios Forestales Nacionales informan sobre el estado de los bosques y la productividad de los recursos forestales nacionales. En los inventarios forestales los bosques se muestrean generalmente a nivel nacional, formando parte de las estadísticas nacionales y estando disponibles para la comunidad científica para futuros análisis. Gran parte de nuestro conocimiento actual sobre la relación entre la diversidad biológica y el funcionamiento de los ecosistemas proviene de experimentos realizados en pastizales. La investigación en bosques ha sido sin embargo más tardía, en parte debido a las dificultades de establecer experimentos de larga duración. Sin embargo, durante las últimas décadas, el uso de los Inventarios Forestales Nacionales ha permitido estudiar los efectos de la diversidad a escalas regionales, nacionales e incluso continentales. En este trabajo revisamos cómo los Inventarios Forestales Nacionales han contribuido a avanzar en el conocimiento de los efectos de la diversidad en el funcionamiento de los bosques. Sintetizamos los resultados más relevantes de la literatura y presentamos resultados clave de Inventarios Forestales Nacionales armonizados a escala europea, como los del Proyecto Europeo FunDivEUROPE. Generalmente se observa un efecto positivo de la diversidad arbórea sobre la productividad forestal y la biomasa a lo largo de gradientes latitudinales y ambientales. Hasta el momento existen pocos estudios que integren funciones múltiples. El incremento del número de funciones medidas en los inventarios forestales permitirá disponer de un conocimiento esencial para comprender la respuesta y vulnerabilidad de los ecosistemas forestales frente al cambio climático.

**Palabras clave:** Biodiversidad; diversidad funcional; multifuncionalidad; riqueza de especies; servicio ecosistémico.

**Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Kändler, G., Zavala, M. A. 2016. Challenges and opportunities in the use of National Forest Inventories for the study of the relationship between biodiversity and ecosystem services supply in forests. *Ecosistemas* 25(3): 60-69. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.07**

National forest inventories traditionally report on the condition and yield of a nation's forest resource. They are typically surveyed at the national level, reported as part of the country's national statistics and are increasingly becoming available to the scientific community for further analyses. Much of our current understanding on biodiversity and ecosystem functioning has come from temperate grassland experiments and research in forests, where experimentation is inherently difficult due to the large size and longevity of trees, has lagged behind. However, studies in forests have advanced in the last decade, partly due to the availability of large-scale observational data, such as national forest inventories. Here, we review how forest inventories have promoted a better understanding of the effect of diversity in forest functioning. We summarised the main findings of the papers reviewed and present the results from harmonised forest inventories at European level, such as the EU FunDivEUROPE Project. A positive effect of tree diversity on forest productivity and biomass has been generally found along large climatic and latitudinal gradients. There are few studies that integrate multiple functions and we suggest that future studies should include more functions at larger temporal and spatial scales to better understand the role of diversity under climate change.

**Key words:** Biodiversity; functional diversity; multifunctionality; ecosystem services; species richness.

## Efectos de la diversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas

Existen evidencias de que el funcionamiento de los bosques y el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos —como la productividad, el reciclado de nutrientes y la resiliencia frente a patógenos y eventos extremos— dependen de la biodiversidad de una determinada comunidad (es decir, la composición y la diversidad de especies). Por tanto, la biodiversidad juega un papel crítico en múltiples funciones y servicios ecosistémicos (i.e. multifuncionalidad; [Gamfeldt et al. 2013](#); [Maestre et al. 2012](#)), pero además, la estabilidad de los ecosistemas puede verse profundamente alterada por la pérdida de biodiversidad, lo que podría dar lugar a pérdidas en la cantidad, e incluso en la calidad de los servicios ecosistémicos proporcionados por un determinado ecosistema ([Cardinale et al. 2012](#)).

Gran parte de nuestro conocimiento actual sobre la influencia de la biodiversidad sobre el funcionamiento del ecosistema proviene de estudios relativamente recientes realizados en comunidades experimentales de herbáceas en latitudes templadas (e.g. [Hector et al. 1999](#); [Tilman et al. 1997](#)). Dichos estudios manipulaban la riqueza de especies y la composición de las comunidades e investigaban las relaciones entre la biodiversidad (generalmente considerado cómo la riqueza de especies y el número de grupos funcionales) y la biomasa de la comunidad. En muchos de estos estudios se encontraron resultados consistentes hacia un efecto positivo de la riqueza de especies y los grupos funcionales en la biomasa aérea ([Marquard et al. 2009](#)).

Se han propuesto tres factores clave en el efecto de la diversidad sobre los procesos ecosistémicos: 1) la complementariedad de nicho ([Loreau 2000](#)): las comunidades diversas tienen una mayor potencial para un uso de los recursos más eficiente, debido a efectos tanto de complementariedad en el uso de los recursos (i.e. no competir tan intensamente por el mismo recurso), como de facilitación entre especies (i.e. interacciones positivas); 2) los efectos de selección o identidad ([Grime 1998](#)): las comunidades diversas tienen una mayor probabilidad de contener especies de elevado rendimiento y que generalmente dominan en la comunidad; y 3) la hipótesis de la seguridad ([Yachi y Loreau 1999](#)): en ambientes impredecibles y cambiantes las comunidades diversas de plantas tienen una mayor probabilidad de contener especies que son capaces de hacer frente a las nuevas condiciones ambientales.

El avance en la comprensión de los mecanismos que controlan la biodiversidad de un ecosistema ha sido posible gracias al cambio del uso de índices de riqueza de especies y grupos funcionales hacia el uso de métricas que describen la abundancia y la uniformidad en la distribución de las especies (e.g. índice de Shannon, [Shannon 1949](#)) o la diversidad funcional de la comunidad (ver [Tabla 1](#) y revisión de [Petchey y Gaston 2006](#); [Schleuter et al. 2010](#)). Los índices de diversidad funcional están basados en rasgos funcionales, es decir, en atributos fenotípicos de las especies que reflejan la historia de la vida natural y las formas de crecimiento, como son por ejemplo la altura máxima arbórea, la densidad de la madera, el contenido de nitrógeno en las hojas, la profundidad máxima de las raíces. Estos índices permiten unir directamente la variabilidad en la distribución de los rasgos funcionales con los procesos ecosistémicos, para los que se conocen los mecanismos subyacentes o al menos se pueden inferir de una forma más directa. De esta forma, los índices de biodiversidad que se basan en la diversidad funcional de la comunidad suelen predecir mejor el funcionamiento del ecosistema que los índices basados únicamente en riqueza de especies ([Ruiz-Benito et al. 2014](#)). La mayor disponibilidad de bases de datos de rasgos funcionales en plantas (como la base de datos TRY: <https://www.try-db.org>, [Kattge et al. 2011](#)), ha hecho posible estudiar la composición funcional de muchos bosques, al menos para algunos rasgos funcionales clave (e.g. [Kunstler et al. 2016](#)). A menudo, no es posible medir todos los rasgos funcionales para todas las especies presentes en una determinada comunidad, y sólo se dispone de la identidad de la especie (para

los que generalmente se usa un valor medio de un cada rasgo funcional de interés). Además, el desarrollo de filogenias para numerosas plantas terrestres ha permitido a investigadores usar índices de diversidad filogenética de la comunidad (que muestra la variabilidad en el grado de parentesco de las plantas en la comunidad). El uso de índices filogenéticos asume que comunidades que están menos relacionadas filogenéticamente son menos similares y tienen un mayor potencial de complementariedad (ver [Paquette et al. 2015](#)).

## Inventarios Forestales Nacionales y su evolución histórica en la ciencia forestal

Los Inventarios Forestales Nacionales (IFNs) proporcionan una representación sistemática a escalas espaciales amplias de los recursos forestales existentes en un determinado país, y describen las principales características de los bosques en términos de la extensión forestal, de la composición de especies, de la cantidad de la madera y de la productividad ([Winter et al. 2008](#)). Los inventarios forestales generalmente se realizan a escalas nacionales, en parte para cubrir los requisitos ambientales y la demanda de datos estadísticos, que cada vez se requieren más en acuerdos y convenios internacionales ([Tomppo et al. 2008](#); [Forest Europe 2015](#)). Frecuentemente, los datos de Inventarios Forestales Nacionales se usan para calcular las estadísticas de cada país y se está aumentando su disponibilidad a la comunidad científica.

En países europeos se ha recopilado información forestal desde hace 100 años, pero empezó a realizarse de una manera regular y sistemática desde la década de los años 20 en países escandinavos ([Chirici 2011](#)). Aunque los métodos de muestreo y los protocolos utilizados generalmente difieren entre IFNs, el principio general es el mismo: proporcionar información sobre todos los ecosistemas forestales de una manera estadísticamente representativa y no sesgada, cubriendo todo tipo de bosques, de condiciones ambientales y de situaciones de manejo. En general, los IFNs se diseñan sobre una cuadrícula permanente donde se establecen sistemáticamente puntos de muestreo en las zonas forestales existentes a lo largo del país. Generalmente la información de los IFNs varía en el tamaño de la cuadrícula y el número de parcelas en cada punto de muestreo en los diferentes países. Además, las parcelas tienen generalmente un carácter permanente y se muestrean periódicamente, lo que puede ayudar para estudiar la evolución forestal y estimar la producción arbórea y las tasas demográficas. En la mayor parte de los IFNs no todos los árboles presentes en un determinado radio se muestrean, y se pueden usar diferentes métodos para identificar qué árboles muestrear. Los dos principales métodos son: (1) el método de Bitterlich o muestreo horizontal por puntos, donde el ángulo y área del árbol determina si el árbol debe ser medido (e.g. IFN alemán); y el método de radio variable y concéntrico anidado, donde la medición de un árbol depende de su tamaño y distancia respecto al centro de la parcela (e.g. IFN español). Ambos métodos de muestreo permiten diseños no sesgados para realizar las estimaciones de las cantidades totales de árboles adultos y el cálculo de los valores medios en la población. Sin embargo, también resultan en medidas de vecindad incompletas, lo que puede complicar estudios al nivel de árbol individual (pero ver [Gómez-Aparicio et al. 2011](#); [Kunstler et al. 2016](#)). La variabilidad en las metodologías de diseño y la toma de muestras en diferentes IFNs, además de la falta de coherencia en la definición de zona forestal es lo que realmente ha obstaculizado los esfuerzos para la armonización internacional de los datos relacionados con los bosques. Sin embargo, con el advenimiento de acuerdos y convenios internacionales se están haciendo esfuerzos en toda Europa para estandarizar los diseños y los protocolos de muestreo de los IFNs ([Gschwantner et al. 2009](#); [Chirici 2011](#)).

Tradicionalmente, los IFNs han restringido los muestreos a árboles en pie, árboles muertos recientemente y a medidas de regeneración. Sin embargo, recientemente está cambiando hacia evaluaciones más representativas, al menos a nivel regional, incluyendo la cantidad

**Tabla 1.** Visión general de las medidas de diversidad biológica utilizadas comúnmente en los estudios basados en datos de Inventarios Forestales Nacionales. Se incluye una descripción de los diferentes índices, el atributo medido (es decir, la característica de diversidad medida), las ventajas de su uso y el nivel de medición (es decir, nivel de especie o de rasgos funcionales usando un único rasgo funcional o múltiples rasgos funcionales).

**Table 1.** Overview of biodiversity measures commonly used in National Forest Inventory based studies. We include the index, a description, outcome (i.e. characteristic measured), advantage of its use and level of measurement (i.e. species level or single/multiple functional traits level).

Índice	Descripción	Atributo	Ventaja	Nivel
Riqueza de especies	Número total de especies muestreadas en la comunidad	Número de especies (tal vez redundantes funcionalmente)	Fácil de medir	Especies
Índice de Shannon	Diversidad de especies, ponderado por la abundancia de las especies en la comunidad	Abundancia y uniformidad	Incluye información sobre la composición de la comunidad	Especies
Índice de Pielou	Uniformidad en el número de especies en la comunidad	Uniformidad	Incluye información sobre la composición de la comunidad	Especies
Riqueza de grupos funcionales	Número de grupos funcionales de las especies presentes en la comunidad	Número de grupos	Fácil de medir	Especies
Diversidad funcional §	Variabilidad de ciertos rasgos funcionales basados en la dispersión, la uniformidad o la riqueza	Número, varianza y uniformidad	Mide directamente el funcionamiento de las plantas	Rasgos funcionales (Individual/Múltiple)
Identidad funcional	Valor medio de un determinado rasgo en una comunidad	Valor medio	Mide directamente el funcionamiento de las plantas	Rasgos funcionales (Individual)
Diversidad filogenética	Medida de la variabilidad de las relaciones de parentesco entre las especies presentes en la comunidad	Número, varianza y uniformidad	Proxy de FD cuando la información funcional no está disponible	Nivel del taxón de interés

§ Para revisiones detalladas sobre el uso de diferentes medidas de diversidad funcional ver [Petchey y Gaston \(2006\)](#) y [Schleuter et al. \(2010\)](#).

§ For detailed reviews on the use of the different functional diversity measures see [Petchey y Gaston \(2006\)](#) and [Schleuter et al. \(2010\)](#).

de madera muerta, la composición específica de la capa leñosa y/o herbácea, las propiedades del suelo y la historia de gestión. Las fortalezas de los IFNs son su diseño estadístico sólido y su amplia extensión, que asegura una elevada representatividad de especies, de tipos de bosque y de condiciones ambientales. Además, con la aparición de técnicas de modelización estadística, que son capaces de controlar las diferencias en el diseño entre IFNs, y la compilación de amplias bases de datos climáticas ([Hijmans et al. 2005](#)), topográficas ([US Geological Survey 1998](#)) e información de suelos (e.g. European Soil Database: <http://esdac.jrc.ec.europa.eu>), la comunidad científica está aprovechando el amplio potencial de los IFNs para plantear hipótesis sobre la relación entre el clima, la calidad de estación, el tipo de vegetación, etc. Algunos ejemplos son los determinantes locales de la riqueza de especies ([Nightingale et al. 2008](#); [Oberle et al. 2009](#); [Belote et al. 2011](#); [Liang et al. 2016](#)); la biogeografía funcional ([Vilà-Cabrera et al. 2015](#)); la dinámica forestal ([Vayreda et al. 2012b](#); [Ruiz-Benito et al. 2013](#); [Carnicer et al. 2014](#)); y los procesos competitivos ([Kunstler et al. 2012](#); [2016](#)). En el presente artículo de revisión hemos: (1) revisado los enfoques metodológicos existentes para el estudio de los efectos de diversidad en el funcionamiento de los bosques; y (2) revisado los estudios que analizan el efecto de la diversidad en el funcionamiento de los bosques usando Inventarios Forestales Nacionales. Hemos diferenciando en los estudios en función del tipo de variables respuesta (i.e. productividad y/o biomasa vs. otras y/o múltiples funciones ecosistémicas) y la escala usada (i.e. región o país vs. múltiples países). Todo ello nos ha ayudado a resaltar las oportunidades y los principales retos del uso de IFNs en futuros estudios que analicen el papel de la diversidad en el aprovisionamiento de recursos.

## Enfoques existentes para estudiar los efectos de la diversidad en el funcionamiento de los bosques

El conocimiento actual de las relaciones entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas forestales se basa en tres enfoques: los ensayos clásicos forestales; los experimentos; y los estudios observacionales y teóricos ([Fig. 1](#)). Desde hace más de cien años, los ensayos clásicos forestales han explorado la productividad del bosque plantando individuos en diferentes combinaciones de especies ([Pretzsch 2005](#)). Sin embargo, raras veces incluyen más de dos especies arbóreas comerciales y tienden a informar sobre la cantidad de madera y la productividad de los individuos, lo que hace difícil generalizar sus resultados a bosques diversos. Los enfoques experimentales en bosques empezaron mucho después que en pastizales, debido a las dificultades inherentes a estudios en sistemas complejos como son los bosques, formados por especies longevas y de gran tamaño ([Scherer-Lorenzen 2005](#)). El diseño en los experimentos tradicionales para el estudio de los efectos de la diversidad en el funcionamiento de los bosques es bastante diferente al de los ensayos clásicos: contienen un rango muy superior de especies arbóreas, evitan los efectos de identidad mediante la selección de ciertas especies sobre un conjunto amplio, y miden un amplio rango de funciones y servicios forestales ([Scherer-Lorenzen et al. 2007](#); [Bruehlheide et al. 2014](#)). Sin embargo, las parcelas de muestreo usadas en los experimentos de diversidad son relativamente pequeñas (c. 0.2 ha) y los árboles son generalmente jóvenes (< 15 años), lo que limita la generalización de los resultados a bosques maduros naturales y a escalas relevantes para la gestión forestal. Los estudios observacionales, incluyendo aquellos usando datos de IFNs, se suelen basar en

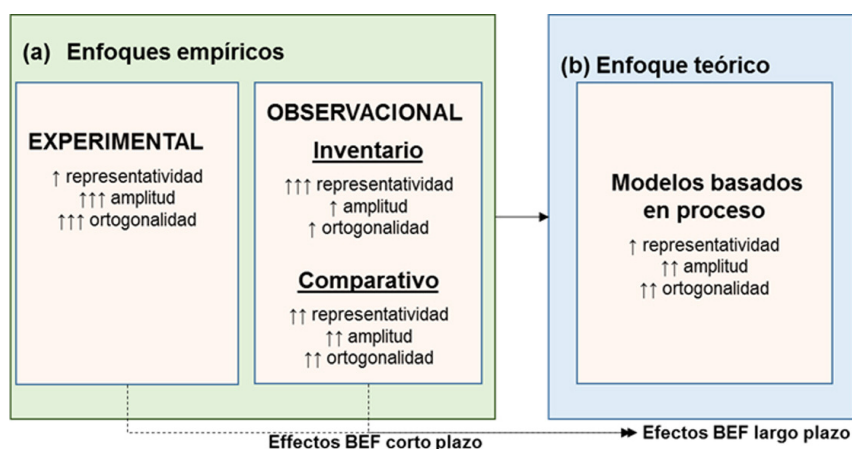
bosques existentes, representando todas las clases de edad, tipos de bosque y situaciones de gestión. Generalmente incluyen un rango amplio de diferentes tipos de bosque, desde plantaciones a bosques seminaturales y naturales. Sin embargo, las parcelas de muestreo también pueden ser relativamente pequeñas (< 0.05 ha) y, frecuentemente, contienen una amplia variabilidad de procesos ecológicos que pueden ser confundidos con la heterogeneidad ambiental, como los suelos y las condiciones del terreno, el clima, la historia de la gestión, el origen de la masa o el uso previo del suelo. El amplio número de parcelas muestreadas en los IFNs puede, en parte, ayudar a reducir la variabilidad e incluso controlar estos factores. Finalmente, los estudios teóricos o de simulación usan datos observacionales para parametrizar modelos basados en procesos, lo que ha servido para comprender mejor los efectos de la diversidad en el funcionamiento forestal en periodos de tiempo superiores (e.g. Morin et al. 2011; Liang et al. 2015).

Actualmente, existe cierta controversia sobre la idoneidad de estudios observacionales para analizar el efecto de la diversidad en el funcionamiento del ecosistema, lo que se debe en parte a los múltiples factores que actúan simultáneamente sobre ambos en sistemas naturales (Vilà et al. 2005). En los estudios que utilizan datos observacionales la causa y el efecto no pueden ser claramente diferenciadas, de forma que los resultados se basan principalmente en patrones de correlaciones, porque las relaciones y los mecanismos subyacentes no pueden ser fácilmente separadas del efecto de las condiciones del sitio (Shipley 2000). De esta forma, los resultados deberían ser probados en situaciones experimentales, donde la causalidad es inferida más fácilmente (ver Fig. 1). En el diseño de este tipo de experimentos es importante maximizar tres criterios: ortogonalidad (i.e. la capacidad para detectar un efecto de la diversidad contra otros posibles factores influyentes), la amplitud (i.e. el número de funciones ecosistémicas medidas) y la representatividad (i.e. la relevancia de los resultados para los

ecosistemas presentes, Nadrowski et al. 2010). El Proyecto Europeo "Significado Funcional de la Biodiversidad Forestal" (i.e. Functional Significance of Forest Biodiversity, FunDivEUROPE: ver <http://www.fundiveurope.eu>) ha puesto en práctica estos criterios en la selección de las parcelas de muestreo en bosques maduros en seis regiones de toda Europa (véase Baeten et al. 2013), en las que se ha medido un gran número de funciones de los ecosistemas. FunDivEUROPE ha compilado esta novedosa plataforma exploratoria, una plataforma con datos existentes de experimentos en bosques europeos, y una plataforma con datos de IFNs de varios países europeos, usando así diferentes enfoques (i.e. experimental vs. observacional) para estudiar el efecto de la diversidad en bosques (Fig. 1).

## Estudios sobre el efecto de la diversidad en el funcionamiento de los bosques usando Inventarios Forestales Nacionales

Todavía hay relativamente pocos estudios sobre el efecto de la diversidad en el funcionamiento de los bosques usando Inventarios Forestales Nacionales, y éstos se centran exclusivamente en Europa y Estados Unidos (Tabla 2). La mayor parte de los artículos revisados se han limitado principalmente a estudiar los efectos en la productividad y la biomasa (Fig. 2), lo que se ha debido en parte a la limitada disponibilidad de datos sobre otras funciones ecosistémicas en bases de IFNs, aunque existen algunas excepciones notables (como detallamos en las secciones posteriores). En general, se observan relaciones positivas y algo débiles entre la diversidad de especies arbóreas y las tasas de productividad y biomasa, a pesar de que en los primeros estudios realizados no se incluían en los análisis las condiciones locales (e.g. la disponibilidad de nutrientes, el clima), por lo que podrían ser factores de confusión y subestimar la magnitud de los efectos de la diversidad.

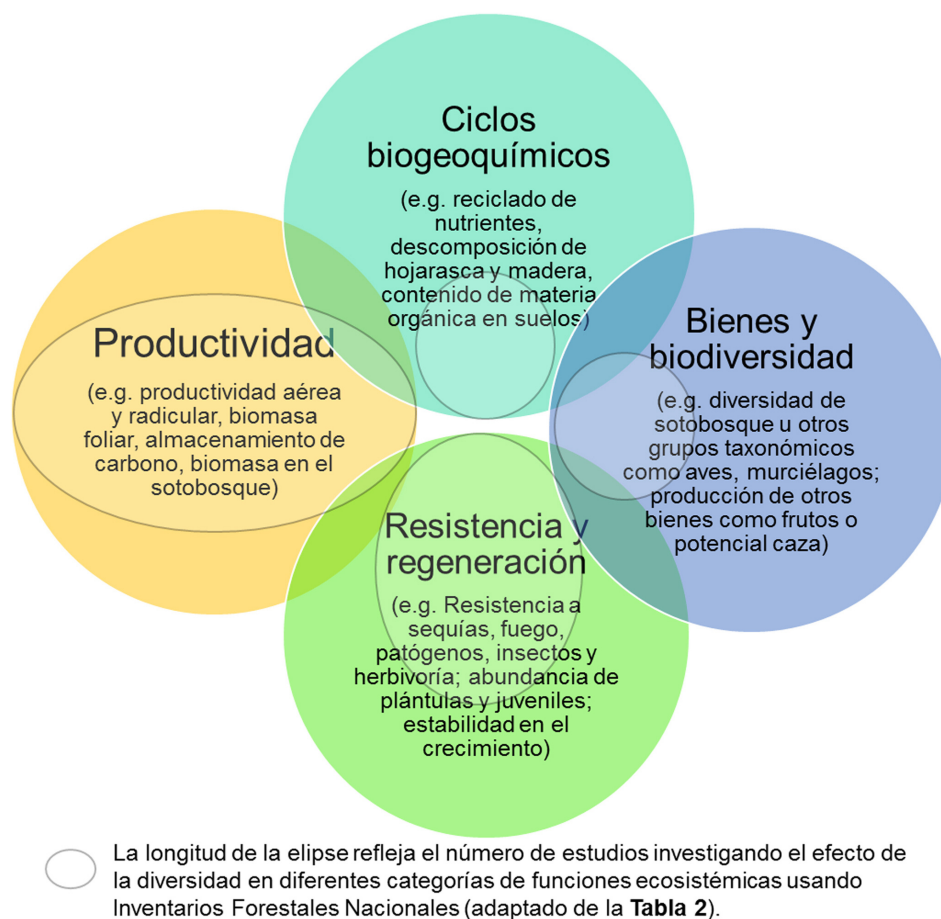


**Figura 1.** Comparación entre los diferentes enfoques existentes para estudiar la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema en bosques: (a) enfoque empírico (i.e. modelos correlacionales parametrizados con datos experimentales u observacionales); o (b) enfoques teóricos (i.e. modelos basados en procesos parametrizados con datos experimentales y observacionales obtenidos en (a)). Bajo los enfoques experimentales incluimos los ensayos clásicos forestales y los experimentos más recientes como TreeDivNet (ver <http://www.treedivnet.ugent.be>, que incluye BioTree (Scherer-Lorenzen et al. 2007) y BEFChina (Bruelheide et al. 2014).

Criterios a maximizar en el diseño estos experimentos: la **ortogonalidad** (i.e. la capacidad para detectar efectos de la diversidad contra otros posibles factores influyentes), la **amplitud** (i.e. el número de funciones y servicios ecosistémicos cubiertos en el estudio) y la **representatividad** (i.e. la relevancia de los resultados para los ecosistemas forestales existentes en paisajes reales con diferentes tipos de bosques, suelos y estadios de desarrollo). Para cada criterio la figura indica si un valor alto (↑↑↑), medio (↑↑) o bajo (↑) puede ser alcanzado en cada enfoque y tipo de aproximación. Actualmente, los enfoques empíricos sólo pueden estudiar los efectos a corto plazo de la diversidad en el funcionamiento del ecosistema, pero hay algunas excepciones, como los ensayos forestales (ver Pretzsch 2005) y otras iniciativas a largo plazo (e.g. TreeDivNet).

**Figure 1.** Comparisons of the different approaches of biodiversity and ecosystem functioning (BEF) studies in forests: (a) empirical (i.e. correlational models parameterised by either experimental or observational data); or (b) theoretical (i.e. process-based models parameterised with data from (a)). Under experimental approaches we include both classical forestry trials and more recent BEF forest experiments such as TreeDivNet (see <http://www.treedivnet.ugent.be>, which includes BioTree (Scherer-Lorenzen et al. 2007) and BEFChina (Bruelheide et al. 2014).

When designing such experiments it is important to maximise three fundamental criteria: **orthogonality** (the ability to detect BEF effects against the background of other influencing factors), **comprehensiveness** (the number of ecosystem functions and services covered by the study) and **representativeness** (the relevance of the findings for the existing forest ecosystems in the real landscape as forest types, soils types and stand development). For each criterion the figure indicates whether a high (↑↑↑), medium (↑↑) or low (↑) value can be achieved. Currently, empirical approaches can only study the short-term effects of diversity on ecosystem functioning, but there are some exceptions, such as long-term forest trials (see Pretzsch 2005) and long-term initiatives (e.g. TreeDivNet).



**Figura 2.** Lista no exhaustiva de funciones ecosistémicas estudiadas con Inventarios Forestales Nacionales que podrían estar influenciadas por la diversidad arbórea, y el grado con el que las cuatro grandes categorías de funciones ecosistémicas propuestas han sido estudiadas hasta ahora (extraído de la **Tabla 2**).

**Figure 2.** Non-exhaustive list of ecosystem functions studied with National Forest Inventories that could be influenced by diversity, and the degree to which the four major categories of ecosystem functions have been studied (extracted from **Table 2**).

### 1) Estudios basados en funciones ecosistémicas relacionadas con la productividad y la biomasa

En el primer estudio sobre los efectos de la diversidad en el funcionamiento de los bosques con datos de IFN, [Caspersen y Pacala \(2001\)](#) usaron c. 24 000 parcelas de inventario forestal de Estados Unidos para estudiar la influencia de la riqueza de especies arbóreas y la diversidad funcional en el crecimiento, la mortalidad y la biomasa. Los autores llegaron a la conclusión de que la riqueza de especies aumenta la productividad arbórea y el almacenamiento de carbono. Sin embargo, reconocen que la gestión histórica y las condiciones del sitio podrían estar influyendo sus resultados. Más tarde, [Moser y Hansen \(2006\)](#) usaron un subconjunto del inventario forestal de Estados Unidos (c. 3500 parcelas) para investigar las relaciones entre la diversidad de especies y su altura con el crecimiento en dos tipos de bosque. Los dos tipos de bosque tuvieron resultados contrastados: una influencia negativa del índice de Shannon en el crecimiento en alamedas y una influencia positiva en bosques de abedul. Sin embargo, las condiciones de sitio no fueron incluidas en dichos análisis y el clima en los dos tipos de bosque era bastante diferente (los abedules se localizaban más al norte y en climas más fríos). En [Woodall et al. \(2011\)](#) se usaron parcelas del IFN situadas al este de Estados Unidos y se correlacionaron las existencias de carbono en biomasa aérea para 24 especies arbóreas con la tasa de monoespecificidad (índice que es congruente con la riqueza de especies y que depende de la densidad de una determinada especie en una parcela respecto a la densidad total). Aunque no encontraron una relación significativa en la relación entre el almacenamiento de carbono y la riqueza de espe-

cies, tomando los percentiles 99% obtuvieron una relación positiva entre el carbono máximo y la riqueza de especies para muchas combinaciones de especies arbóreas. [Liang et al. \(2007\)](#) usaron datos del IFN de Estados Unidos para evaluar la relación entre la diversidad de especies arbóreas con el crecimiento, la mortalidad y la regeneración en dos tipos de bosque del Pacífico centro-oeste de Estados Unidos: bosques de abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) y tsuga occidental (*Tsuga heterophylla*); y los bosques mixtos de coníferas de California. En los dos tipos de bosque encontraron un fuerte efecto positivo de la diversidad de especies (usando el índice de Shannon) en el aumento neto de área basal. Este aumento estaba relacionado con un mayor reclutamiento en parcelas con mayor diversidad de especies. Ni el crecimiento de los supervivientes ni la mortalidad estuvieron relacionados con la diversidad de especies. Los autores incluyeron una serie de variables para controlar por los posibles factores de confusión, como el área basal de la parcela, la productividad del sitio, el tamaño medio, la pendiente, la orientación y la elevación (usadas para calcular la radiación y la temperatura), y las coordenadas de los sitios (para tener en cuenta efectos espaciales).

El Inventario Ecológico y Forestal de Catalunya (IEFC) fue el primer inventario Europeo usado para estudiar el efecto de la biodiversidad en el funcionamiento de los bosques. En [Vilà et al. \(2003\)](#) se usaron c. 850 parcelas dominadas por especies de pino repartidas por toda Cataluña y no encontraron efectos significativos de la riqueza de especies arbóreas en la productividad aérea, incluso controlando por las condiciones climáticas y el estadio sucesional. Usando un diferente subconjunto de datos del IEFC (2107

**Tabla 2.** Selección de artículos que analizan el efecto de la diversidad en el funcionamiento de los bosques. Se incluye la referencia, el país, la medida de diversidad usada, la variable respuesta y el principal resultado obtenido. Adaptado y actualizado de Scherer-Lorenzen (2014).

**Table 2.** Selection of articles that analyse the effect of diversity on forest functioning. We included the reference, region (country), biome, measure of diversity used, ecosystem function analysed and main diversity effect found. Adapted and updated from Scherer-Lorenzen (2014).

Referencia	Región	Bioma	Medida de diversidad	Función ecosistémica	Efectos diversidad
Caspersen y Pacala (2001)	EEUU	Templado	Riqueza de especies	Crecimiento	↗
Caspersen y Pacala (2001)	EEUU	Templado	Riqueza de especies	Biomasa	↗
Caspersen y Pacala (2001)	EEUU	Templado	Riqueza de especies	Mortalidad	-
Moser y Hansen (2006)	NE EEUU	Templado	Índice de Shannon	Crecimiento	↘
Woodall et al. (2011)	EEUU	Templado	Tasa de mono-especificidad	Almacenamiento de carbono aéreo	-
Woodall et al. (2011)	EEUU	Templado	Tasa de mono-especificidad	Percentil 99 del almacenamiento de carbono aéreo	↗
Liang et al. (2007)	Oeste EEUU	Templado	Índice de Shannon	Crecimiento	-
Liang et al. (2007)	Oeste EEUU	Templado	Índice de Shannon	Mortalidad	-
Liang et al. (2007)	Oeste EEUU	Templado	Índice de Shannon	Reclutamiento	↗
Paquette y Messier (2011)	Canadá	Boreal y templado	Riqueza de especies, Diversidad funcional y filogenética	Crecimiento	↗
Zhang y Chen (2015)	Canadá	Boreal	Índice de Shannon	Biomasa arbórea aérea	↗
Zhang et al. (2016)	Canadá	Boreal y templado	Riqueza de especies, uniformidad de Pielou y diversidad funcional	Biomasa aérea del sotobosque	-
Zhang et al. (2016)	Canadá	Boreal y templado	Riqueza de especies, uniformidad de Pielou y diversidad funcional	Biomasa aérea	↗
Vilà et al. (2003)	Cataluña, España	Mediterráneo	Riqueza de especies	Crecimiento	-
Vilà et al. (2005)	Cataluña, España	Mediterráneo	Riqueza de especies	Crecimiento	-
Vilà et al. (2007)	Cataluña, España	Mediterráneo	Riqueza de especies	Crecimiento aéreo	↗
Vayreda et al. (2012a)	España	Templado y mediterráneo	Riqueza de especies	Almacenamiento de carbono	↗
Ruiz-Benito et al. (2014)	España	Templado y mediterráneo	Riqueza de especies, diversidad e identidad funcional	Crecimiento	↗
Ruiz-Benito et al. (2014)		Templado y mediterráneo		Almacenamiento de carbono	↗
Vallet y Pérot (2011)	Francia	Templado	Efectos de mezcla	Crecimiento	↗
Toigo et al. (2015)	Francia	Templado	Efectos de mezcla (sobre producción)	Crecimiento	↗
Gamfeldt et al. (2013)	Suecia	Boreal y templado	Riqueza de especies	Biomasa	↗↘
Gamfeldt et al. (2013)	Suecia	Boreal y templado	Riqueza de especies	Almacenamiento de carbono en suelos	↗
Gamfeldt et al. (2013)	Suecia	Boreal y templado	Riqueza de especies	Producción de bayas	↗↘
Gamfeldt et al. (2013)	Suecia	Boreal y templado	Riqueza de especies	Producción potencial de caza	↗↘
Gamfeldt et al. (2013)	Suecia	Boreal y templado	Riqueza de especies	Madera muerta	↗
Gamfeldt et al. (2013)	Suecia	Boreal y templado	Riqueza de especies	Riqueza de especies	↗
Vilà et al. (2013)	Francia, Países Bajos, España, Suecia y Suiza	Boreal, templado y mediterráneo	Riqueza de especies	Crecimiento	↗
Ratcliffe et al. (2016)	Finlandia, Alemania, España, Suecia, Bélgica	Boreal, templado y mediterráneo	Diversidad e identidad funcional	Crecimiento	↗
Madrigal-González et al. (2016)	Finlandia, Alemania, España, Suecia, Bélgica	Boreal, templado y mediterráneo	Proporción de grupos funcionales diferentes al árbol focal	Crecimiento	↗
Ruiz-Benito et al. (2016)	Finlandia, Alemania, España, Suecia, Bélgica	Boreal, templado y mediterráneo	Diversidad e identidad funcional	Crecimiento	↗
Ruiz-Benito et al. (2016)	Finlandia, Alemania, España, Suecia, Bélgica	Boreal, templado y mediterráneo	Diversidad e identidad funcional	Mortalidad	-
Ruiz-Benito et al. (2016)	Finlandia, Alemania, España, Suecia, Bélgica	Boreal, templado y mediterráneo	Diversidad e identidad funcional	Abundancia de juveniles	↗

↗ influencia positiva de la diversidad en el proceso medido

↘ influencia negativa de la diversidad en el proceso medido

↗↘ influencia unimodal de la diversidad en el proceso medido

- no se observa influencia de la diversidad en el proceso medido

parcelas), Vilà et al. (2005) concluyeron que las variables ambientales son más importantes en la producción de madera que la diversidad arbórea. Finalmente, usando 8016 parcelas en Cataluña del IFN Español, Vilà et al. (2007) encontraron un efecto significativo y débil de la riqueza de especies en la productividad arbórea al menos en bosques mediterráneos en etapas sucesionales tempranas. El grupo funcional de las especies presentes (i.e. de hoja caduca, coníferas o esclerófilas) fue un factor importante en la producción de madera: los bosques dominados por las especies de hoja caduca mostraron una mayor productividad. Usando todo el IFN Español, Vayreda et al. (2012a) observaron una influencia positiva de la riqueza de especies arbóreas en los stocks carbono aéreo y radicular.

Zhang y Chen (2015) usaron 448 parcelas de Saskatchewan (Canadá) para investigar las relaciones entre la biomasa aérea, la diversidad de especies arbóreas (índice de Shannon), la variabilidad en el tamaño del árbol (variación del diámetro en la parcela), la edad del bosque y el régimen de nutrientes en los bosques boreales. Los autores encontraron un efecto directo y positivo de la riqueza de especies en la biomasa aérea a diferentes niveles de disponibilidad de nutrientes, y concluyeron que esta relación aumentaba al aumentar las diferencias en el tamaño de los árboles. La fuerte segregación vertical de las copas podría dar lugar a mayores densidades de hojas y, por tanto, a una mayor captación de luz dentro de la parcela (e.g. Jucker et al. 2015).

Vallet y Pérot (2011) investigaron la importancia de los efectos de mezcla en el crecimiento de masas dominadas por *Abies alba* Mill. y *Picea abies* L. Karst de cuatro regiones montañosas de Francia usando el IFN francés. Las condiciones ambientales locales (i.e. el clima, los suelos, la edad y la estructura forestal) fueron consideradas y encontraron que en los bosques mixtos sólo *Abies alba* se beneficiaba del efecto de la diversidad a nivel de parcela. Toïgo et al. (2015) encontraron mayor productividad en ciertos bosques mixtos a lo largo de Francia, usando el conjunto de datos más extenso del IFN francés. Los autores comparaban el crecimiento a nivel de parcela en cinco posibles combinaciones de mezcla basadas en dos especies, respecto a las correspondientes parcelas mono-específicas, a elevadas y bajas altitudes. Los resultados principales fueron que el efecto de la mezcla depende de la combinación de especies y las condiciones ambientales, y que la productividad fue mayor en bosques a elevada altitud en sitios menos productivos, lo que se corresponde con sitios con condiciones más limitantes para el crecimiento.

Paquette y Messier (2011) encontraron un fuerte efecto positivo de la diversidad en la productividad, controlando por las condiciones climáticas y ambientales. Usaron c. 12 000 parcelas en la provincia de Quebec (Canadá) abarcando bosques templados y boreales. Además, fueron los primeros en estudiar el efecto de la diversidad funcional y filogenética como indicadores de diversidad, además de la riqueza de especies. Usando modelos de ecuaciones estructurales concluyeron que los efectos de complementariedad (basados en la importancia de la diversidad funcional) fueron más importantes en los bosques boreales, donde los recursos estaban más limitados, que en bosques templados más productivos, donde la exclusión competitiva es el resultado más probable de las interacciones entre especies. Ruiz-Benito et al. (2014) investigaron la importancia de la riqueza de especies arbóreas, la diversidad funcional y la identidad funcional en el crecimiento y el almacenamiento de carbono. Los autores cuantificaron por primera vez con datos observacionales la importancia relativa de los efectos de la complementariedad de nicho (medida a través de la diversidad funcional, i.e. variabilidad de rasgos funcionales) y la identidad (medida a través de la identidad funcional, i.e. valor medio de un determinado rasgo funcional en la comunidad) usando el IFN español. La diversidad e identidad funcional fueron variables importantes tanto para el crecimiento como para el almacenamiento de carbono en todos los tipos de bosque, aunque no encontraron diferencias en la magnitud del efecto de la diversidad entre los tipos de bosques considerados.

## 2) Estudios basados en múltiples funciones ecosistémicas y multifuncionalidad

Los estudios descritos en las secciones previas únicamente incluyen funciones relacionadas con la productividad y la biomasa. Gamfeldt et al. (2013) realizaron un estudio particularmente novedoso en el que se relaciona la riqueza de especies arbóreas, en 4335 parcelas muestreadas del IFN sueco, con seis funciones y servicios ecosistémicos, controlando por las condiciones climáticas, las propiedades del suelo y la estructura de la parcela. Los autores encontraron una relación cuadrática entre la riqueza de especies y la biomasa arbórea, el almacenamiento de carbono en el suelo, la producción de bayas, y el potencial para la caza. Además, se observó una relación positiva entre la riqueza de especies arbóreas y otros dos componentes de diversidad (i.e. la ocurrencia de madera muerta y la riqueza del sotobosque). Cabe destacar que la multifuncionalidad en las parcelas de bosque no fue promovida por una determinada especie arbórea y que algunas de las funciones forestales presentaban correlaciones negativas, de forma que no sería posible promover un alto funcionamiento y nivel de servicios ecosistémicos en bosques mono-específicos.

Zhang et al. (2016) estudiaron la relación entre la diversidad de especies arbóreas y múltiples funciones usando 987 parcelas en bosques templados y boreales muestreados en el IFN canadiense. En este artículo se estudió la relación entre la riqueza de especies arbóreas (i.e. riqueza de especies, uniformidad y diversidad funcional) y la biomasa del sotobosque, controlando por los efectos del clima, la edad y el sitio. Encontraron una relación positiva entre la riqueza de especies arbóreas y la biomasa total, pero un efecto nulo o negativo en la biomasa proporcionada por los diferentes grupos (i.e. árboles, matorral, herbáceas y briófitas). Los autores consideraban que los efectos nulos de aumentar la riqueza de especies en la biomasa del sotobosque podrían resultar en un uso de los recursos más eficiente en bosques diversos, de forma que estos recursos no estarían disponibles para el sotobosque.

## 3) Estudios a escalas continentales usando Inventarios Forestales Nacionales armonizados

Muchos de los estudios descritos anteriormente ya cubren amplias áreas geográficas, pero queremos destacar algunos estudios recientes donde se ha realizado la armonización de diferentes IFNs en Europa. Por una parte, Vilà et al. (2013) investigaron la relación entre la riqueza de especies arbóreas y el crecimiento en 55 265 parcelas en cinco países Europeos cubriendo un total de 11 tipos de bosque diferentes. Los países fueron Suecia, Los Países Bajos, Suiza, Francia y España. Este fue el primer estudio en encontrar una relación positiva entre la diversidad local y el crecimiento a una escala continental, en casi todos los tipos de bosque considerados. Los autores encontraron que el aumento en el crecimiento con la riqueza de especies estuvo mediado por la el área basal. En los siguientes tres trabajos se usaron datos armonizados bajo el Proyecto Europeo FunDivEUROPE (Baeten et al. 2013) en el que se armonizaron los Inventarios Forestales Nacionales consecutivos de Finlandia, Suecia, Alemania, Bélgica (región de Valona) y España. En Ratcliffe et al. (2016) se investigaron la importancia relativa de la diversidad funcional y la identidad funcional en el crecimiento arbóreo usando cinco rasgos funcionales: la altura máxima del árbol, el contenido de nitrógeno en las hojas, la densidad de la madera y la esperanza de vida máxima. Los autores encontraron que la diversidad de rasgos funcionales era más importante en bosques mediterráneos y tenía una influencia insignificante en bosques boreales, más fríos, e infirieron que la complementariedad o los efectos de mezcla pueden ser más importantes para el crecimiento arbóreo en bosques limitados por la disponibilidad de agua. La identidad funcional de los bosques también fue importante, especialmente en los extremos latitudinales del continente europeo (i.e. en el límite sur de los bosques mediterráneos y el norte de los bosques boreales), posiblemente reflejando también la diferenciación funcional a lo largo de estadios sucesionales. Madrigal-González et al. (2016) usaron 14 especies en 32 628 parcelas para analizar

el efecto en el crecimiento de la presencia de grupos funcionalmente disimilares al árbol focal. Los resultados mostraron que los efectos de complementariedad fueron mayores a en ambientes fríos y templados para árboles de tamaño pequeño, mientras que en ambientes cálidos los efectos fueron superiores para árboles grandes. Finalmente, Ruiz-Benito et al. (2016) analizaron el efecto de la diversidad funcional en el crecimiento, mortalidad y abundancia de juveniles, y cuantificaron si la respuesta a las condiciones ambientales era diferente dependiendo de la diversidad funcional. Los resultados sugieren que la diversidad funcional tuvo un efecto positivo en la abundancia de juveniles y el crecimiento, pero no tuvo efecto en la mortalidad. Además, encontraron que la diversidad funcional es capaz de modificar la respuesta demográfica a diferentes condiciones ambientales.

Finalmente, cabe destacar que la disponibilidad de los IFNs en la comunidad científica ha permitido contrastar de forma empírica resultados teóricos y experimentales previos sobre el efecto de la diversidad en el funcionamiento de los bosques. Por ejemplo, Liang et al. (2015) ha desarrollado un modelo para predecir la influencia de la diversidad en la productividad primaria neta individual, poniendo a prueba la hipótesis de que la diversidad biológica promueve la productividad individual a un ritmo decreciente. Utilizando datos del Inventario Forestal de Alaska para apoyar sus predicciones, obtuvieron que cada 1% de pérdida de la diversidad de plantas en los bosques boreales de Alaska podría resultar en un descenso de la productividad del 0.23%. En un uso alternativo de los IFNs, van der Plas et al. (2016) usaron el IFN alemán para comprobar la validez de las simulaciones en la composición de especies en un estudio relacionando la riqueza de especies con la multifuncionalidad a escala de paisaje a lo largo de Europa.

## Conclusiones

Los principales retos en el uso de Inventarios Forestales Nacionales para estudiar el efecto de la diversidad en el funcionamiento de los bosques son: (i) la existencia de otros posibles factores de confusión que podrían enmascarar la señal de interés; (ii) la relativamente baja amplitud de funciones y servicios incluidos y estudiados hasta ahora; y (iii) el relativamente corto intervalo de tiempo entre inventarios consecutivos, lo que podría subestimar el efecto total de la diversidad (e.g. Cardinale et al. 2012). Las principales oportunidades en el uso de Inventarios Forestales Nacionales para estudiar el efecto de la diversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas forestales son: (i) la elevada representatividad, cubriendo un amplio abanico de especies, de grupos funcionales, y de tipos de bosque, lo que permite obtener patrones continentales y globales (ver e.g. Kunstler et al. 2016); y (ii) la amplia escala espacial abarcada, lo que facilita el estudio de cambios potenciales a lo largo de gradientes latitudinales y climáticos (e.g. Ratcliffe et al. 2016).

La información proporcionada por los datos de los Inventarios Forestales Nacionales ha sido clave para mejorar la comprensión del papel de la diversidad vegetal en el funcionamiento de los bosques, en particular el relacionado con la productividad (Fig. 2). La investigación futura se dirige hacia un mejor conocimiento de los efectos de la diversidad considerando múltiples funciones de los ecosistemas (véase, por ejemplo van der Plas et al. 2016) y cómo las múltiples funciones de los bosques pueden verse afectadas por el cambio climático. De esta forma se podrán identificar adecuadamente las prioridades de gestión para reducir la vulnerabilidad y mejorar la adaptación ante los futuros riesgos del cambio climático. En general, los datos de los IFNs han proporcionado evidencia empírica para una amplia gama de funciones, incluyendo la productividad, la regeneración y la capacidad de recuperación, el reciclaje de nutrientes y la biodiversidad y la producción de otros bienes; pero se podría ampliar a otro tipo de funciones como información edáfica, contenido en nutrientes o de materia orgánica (Fig. 2). Por tanto, es esencial apoyar adecuadamente estas iniciativas en cada país con el fin de conseguir series temporales más largas, armoni-

zar los IFNs existentes en los diferentes países e incrementar el número de funciones ecosistémicas medidas.

## Agradecimientos

La investigación que ha proporcionado estos resultados ha recibido financiación del Séptimo programa Marco (FP7/2007-2013) a través del proyecto No. 265171 (FunDivEUROPE). PRB y la investigación que ha conducido a estos resultados ha recibido financiación del Séptimo programa Marco (FP7/2007-2013) con el No. PCOFUND-GA-2010-267243 (Plant Fellows), la Universidad de Stirling y por el proyecto financiado por The Leverhulme Trust (No. IN-2013-004). MAZ ha sido financiado por Remedial-3 de la Comunidad de Madrid (S-2013/MAE2719) y FUNDIVER del MINECO (CGL2015-69186-C2-2-R). Agradecemos a Verónica Cruz Alonso por sus comentarios sobre versiones anteriores al artículo, así como a dos revisores anónimos que claramente han mejorado el presente artículo.

## Referencias

- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Brulheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B. et al. 2013. A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 281-291.
- Belote, R.T., Priskey, S., Jones, R.H., Fitzpatrick, M., de Beurs, K. 2011. Forest productivity and tree diversity relationships depend on ecological context within mid-Atlantic and Appalachian forests (USA). *Forest Ecology and Management* 261: 1315-1324.
- Brulheide, H., Nadrowski, K., Assmann, T., Bauhus, J., Both, S., Buscot, F., Chen, X.-Y. et al. 2014. Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China Muller-Landau, H. (ed.). *Methods in Ecology and Evolution* 5: 74-89.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A. et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Carnicer, J., Coll, M., Pons, X., Ninyerola, M., Vayreda, J., Peñuelas, J. 2014. Large-scale recruitment limitation in Mediterranean pines: the role of *Quercus ilex* and forest successional advance as key regional drivers. *Global Ecology and Biogeography* 23: 371-384.
- Caspersen, J.P., Pacala, S.W. 2001. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research* 16: 895-903.
- Chirici, G. 2011. National Forest Inventories: Contributions to Forest Biodiversity Assessments. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Alemania.
- Forest Europe, 2015. State of Europe's Forests 2015. Food and Agriculture Organization of the European Nations, EFI. Ministerial Conference on the Protection of Forest in Europe. Disponible en: <http://www.foresteurope.org/state-europes-forests-2015-report>
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C. et al. 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4: 1-8.
- 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: 2400-2414.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Gschwantner, T., Schadauer, K., Vidal, C., Lanz, A., Tomppo, E., Cosmo, L., Robert, N. et al. 2009. Common Tree Definitions for National Forest Inventories in Europe. *Silva Fennica* 43: 202-321.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A. et al. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D.A. 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology* 29: 1078-1086.



- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E. et al. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905-2935.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D.A., Hui, F., Kooyman, R.M., Laughlin, D.C., Poorter, L. et al. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529: 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: 831-840.
- Liang, J., Buongiorno, J., Monserud, R.A., Kruger, E., Zhou, M. 2007. Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *Forest Ecology and Management* 243: 116-127.
- Liang, J., Watson, J. V, Zhou, M., Lei, X. 2016. Effects of productivity on biodiversity in forest ecosystems across the United States and China. *Conservation Biology* 30: 308-317.
- Liang, J., Zhou, M., Tobin, P.C., McGuire, A.D., Reich, P.B. 2015. Biodiversity influences plant productivity through niche-efficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 5738-43.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Madrigal-González, J., Ruiz-Benito, P., Ratcliffe, S., Calatayud, J., Kandler, G., Lehtonen, A., Dahlgren, J., Wirth, C., Zavala, M.A. 2016. Complementarity effects on tree growth are contingent on tree size and climatic conditions across Europe. *Scientific Reports* 6, 32233.
- Maestre, F.T., Castillo-Monroy, A.P., Bowker, M. a., Ochoa-Hueso, R. 2012. Species richness effects on ecosystem multifunctionality depend on evenness, composition and spatial pattern. *Journal of Ecology* 100: 317-330.
- Marquard, E., Weigelt, A., Temperton, V.M., Roscher, C., Schumacher, J., Buchmann, N., Fischer, M. et al. 2009. Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. *Ecology* 90: 3290-302.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis. Island Press, Washington D.C., Estados Unidos.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters* 14: 1211-9.
- Moser, W.K., Hansen, M. 2006. The relationship between diversity and productivity in selected forests of the Lake States Region (USA): relative impact of species versus structural diversity. *Proceedings of the Eighth Annual Forest* 149-157.
- Nadrowski, K., Wirth, C., Scherer-Lorenzen, M. 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2: 75-79.
- Nightingale, J.M., Fan, W., Coops, N.C., Waring, R.H. 2008. Predicting tree diversity across the United States as a function of modelled gross primary production. *Ecological Applications* 18: 93-103.
- Oberle, B., Grace, J.B., Chase, J.M. 2009. Beneath the veil: Plant growth form influences the strength of species richness-productivity relationships in forests. *Global Ecology and Biogeography* 18: 416-425.
- Paquette, A., Joly, S., Messier, C. 2015. Explaining forest productivity using tree functional traits and phylogenetic information: two sides of the same coin over evolutionary scale? *Ecology and Evolution* 5: 1774-1783.
- Paquette, A., Messier, C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20: 170-180.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- van der Plas, F., Manning, P., Allen, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A. et al. 2016. 'Jack-of-all-trades' effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships. *Nature Communications*: 1-11.
- van der Plas, F., Manning, P., Soliveres, S., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C. et al. 2016. Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 3557-3562.
- Pretzsch, H. 2005. Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots. En Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (eds.), *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*, pp. 41-64. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Alemania.
- Ratcliffe, S., Liebergesell, M., Ruiz Benito, P., Madrigal González, J., Muñoz Castañeda, J.M., Kändler, G., Lehtonen, A. et al. 2016. Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent. *Global Ecology and Biogeography* 25: 251-262.
- Reiss, J., Bridle, J. R., Montoya, J. M., Woodward, G. 2009. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 505-514.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., Zavala, M.A. 2014. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography* 23: 311-322.
- 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: e56843.
- Ruiz-Benito, P., Ratcliffe, S., Jump, A.S., Gómez-Aparicio, L., Madrigal-González, J., Wirth, C., Kandler, G., Lehtonen, A., Dahlgren, J., Kattge, J., Zavala, M.A. 2016. Functional diversity underlies demographic responses to environmental variation in European forests. *Global Ecology and Biogeography*. doi/10.1111/geb.12515.
- Scherer-Lorenzen, M. 2005. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. En: Barthlott, W., Linsenmair, K.E., Porembski, S. (eds.), *Biodiversity: Structure and Function*, Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), vol Developed under the Auspices of the UNESCO. EOLSS Publisher, Oxford, Reino Unido.
- Scherer-Lorenzen, M. 2014. The functional role of biodiversity in the context of global change. En: Coomes, D.A., Burslem, D.F.R.P., Simonson, W.D. (eds.), *Forests and Global Change*, pp. 195-237. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Don, A., Schumacher, J., Weller, E. 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). Perspectives in *Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 53-70.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469-484.
- Shannon, C.E. 1949. The mathematical theory of communication. En: Shannon, C., Weaver, W. (eds.), *The mathematical theory of communication*, University of Illinois Press. Urbana (IL), Estados Unidos.
- Shipley, B. 2000. *Cause and correlation in biology; a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Toigo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.-D., Piedallu, C., Courbaud, B. 2015. Over-yielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology* 103: 502-512.
- Tomppo, E., Olsson, H., Stahl, G., Nilsson, M., Hagner, O., Katila, M. 2008. Combining national forest inventory field plots and remote sensing data for forest databases. *Remote Sensing of Environment* 112: 1982-1999.
- US Geological Survey 1998. Digital Elevation Model (DEM). Disponible en: <http://www1.gsi.go.jp/geowww/globalmmap-gsi/gtopo30/gtopo30.html>.
- Vallet, P., Pérot, T. 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science* 22: 932-942.
- Vayreda, J., Gracia, M., Canadell, J.G., Retana, J. 2012a. Spatial patterns and predictors of forest carbon stocks in Western Mediterranean. *Ecosystems* 15: 1258-1270.
- Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Gracia, M., Retana, J. 2012b. Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology* 18: 1028-1041.
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Retana, J. 2015. Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1377-1389.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J. et al. 2013. Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PLoS one* 8: e53530.
- Vilà, M., Inchausti, P., Vayreda, J., Barrantes, O., Gracia, C., Ibáñez, J.J., Mata, T. 2005. Confounding Factors in the Observational Productivity

- Diversity Relationship in Forests. En: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (eds.), *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*, pp. 65-86. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Alemania.
- 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: 241-50.
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C., Ibáñez, J.J. 2003. Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135: 299-303.
- Winter, S., Chirici, G., McRoberts, R.E., Hauk, E., Tomppo, E. 2008. Possibilities for harmonizing national forest inventory data for use in forest biodiversity assessments. *Forestry* 81: 33-44.
- Woodall, C.W., D'Amato, A.W., Bradford, J.B., Finley, A.O. 2011. Effects of stand and inter-specific stocking on maximizing standing tree carbon stocks in the Eastern United States. *Forest Science* 57: 365-378.
- Yachi, S., Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 1463-1468.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H. 2015. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology* 103: 1245-1252.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Taylor, A.R. 2016. Aboveground biomass of understorey vegetation has a negligible or negative association with overstorey tree species diversity in natural forests. *Global Ecology and Biogeography* 25: 141-150.

**Cuadro 1:** Glosario de términos usados en la presente revisión, adaptados de la Evaluación de Ecosistemas del Milenio (*Millennium Ecosystem Assessment Assessment 2005*), la Cumbre de la Tierra de Naciones Unidas (Rio de Janeiro, 1992), y otros autores (Reiss et al. 2009).

**Box 1:** Glossary of terms used in this review, adapted from the Millennium Ecosystem Assessment Assessment 2005 (*Millennium Ecosystem Assessment Assessment, 2005*), the United Nations Earth Summit (Rio de Janeiro, 1992) and other authors (Reiss et al. 2009)

**Biodiversidad:** variabilidad entre los organismos vivos de todos los ecosistemas, incluyendo terrestres, marino y otros ecosistemas acuáticos, y los complejos ecológicos de los cuales forman parte: lo que incluye la diversidad dentro una determinada especie, entre especies y de ecosistemas.

**Función ecosistémica:** acción o evento físico, químico o biológico que une a los organismos con su ambiente, tales como la descomposición, el reciclado de nutrientes o el almacenamiento de carbono.

**Servicio ecosistémico:** contribución directa e indirecta de los ecosistemas, y la biodiversidad que estos albergan, al bienestar humano. Estos incluyen servicios de aprovisionamiento (e.g. madera y agua); de soporte (e.g. productividad primaria); regulación (e.g. control de enfermedades e inundaciones); y culturales (e.g. espiritual, recreacional).

**Rasgos funcionales:** componentes del fenotipo de un organismo que tienen un determinado efecto en procesos ecosistémicos y responden a factores ambientales.

**Multifuncionalidad:** aprovisionamiento de múltiples servicios ecosistémicos.

**Efectos de mezcla:** diferencia en el funcionamiento de bosques mixtos comparado con bosques puros formados por las mismas especies.

**Sobreproducción:** cuando los bosques mixtos de especies de plantas producen una mayor productividad (i.e. mayor biomasa) que todas esas especies en bosques monoespecíficos.