

DINÁMICA FORESTAL Y TENDENCIAS SUCESIONALES EN UN BOSQUE MADURO DE ROBLE Y HAYA DE LA ZONA CENTRAL DE LA CORNISA CANTÁBRICA

VICENTE ROZAS*

RESUMEN

En el presente trabajo se estudian la dinámica y las tendencias sucesionales de cuatro parcelas de bosque atlántico en el Parque Natural de Oyambre, Cantabria, dominado por las especies *Fagus sylvatica* L. y *Quercus robur* L. Las parcelas seleccionadas difieren en composición y estructura, siendo representativas de la variabilidad existente en el conjunto del bosque. Se analizaron los procesos de regeneración, crecimiento y mortalidad de las especies dominantes en sus dimensiones espacial y temporal, y se estudió su relación con la competencia y la historia de perturbación. Las poblaciones de *F. sylvatica* y *Q. robur* presentaron estructuras de tamaño balanceadas y estructuras de edad muy similares, con dos cohortes principales claramente diferenciadas y relaciones edad-diámetro significativas. La regeneración de *Q. robur* tuvo lugar en huecos del dosel, mostrando altas tasas de crecimiento y bajos niveles de competencia. El crecimiento de esta especie fue dependiente de la competencia interespecífica, y sus patrones de mortalidad fueron aleatorios. Sin embargo, los patrones de regeneración, crecimiento y mortalidad de *F. sylvatica* mostraron que la dinámica de las poblaciones de esta especie está regulada por la competencia intraespecífica. La aparición de un relevante episodio de perturbación entre los años 1925 y 1934 produjo un notable incremento en la regeneración y el crecimiento radial de *F. sylvatica*, aumentando considerablemente la importancia de esta especie frente a *Q. robur*. Tanto las simulaciones de la sucesión autogénica como el análisis de la asociación espacial entre árboles dominantes y sus potenciales sucesores, demostraron la existencia de una tendencia hacia el predominio de *F. sylvatica* en el dosel forestal, coexistiendo con poblaciones más reducidas de *Q. robur* y el resto de especies leñosas. Estos resultados coinciden con la dinámica de la vegetación inferida a partir de los registros polínicos obtenidos en turberas del norte de España. Se discuten además los papeles de la regeneración y la mortalidad, tanto dependiente como independiente de la densidad, en la formación y evolución de los patrones espaciales de las especies de árboles dominantes.

Palabras clave: sucesión, regeneración, competencia, perturbación, mortalidad, patrón espacial, estimación de la edad, simulación, bosque atlántico.

SUMMARY

In this work, the dynamics and successional trends of four Atlantic forest stands in the Oyambre Natural Park (Cantabria, Northern Spain) dominated by *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L., are stu-

* Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo. Catedrático Rodrigo Uría, 33071 Oviedo, España. E-mail: vrozas@sci.cpd.uniovi.es

Recibido: 02/04/01.

Aceptado: 09/10/01.

died. These four stands differed in composition and structure, but are representative of the complete variability in the forest. The regeneration, growth and mortality processes of the dominant tree species were analysed in the temporal and spatial dimensions, and their relationships with competition and the disturbance history, were studied. The populations of *F. sylvatica* and *Q. robur* showed balanced size structures and very similar age structures, with two separated principal cohorts, and significant age-diameter relationships. *Q. robur* regeneration occurred in canopy gaps, showing high growth rates and low competition levels. The growth of this species was dependent of interspecific competition, and their mortality occurred at random. However, the regeneration, growth, and mortality patterns of *F. sylvatica* showed that the population dynamics of this species was dependent of intraspecific competition. The occurrence of a relevant disturbance event between 1925 and 1934 increased both the regeneration and radial growth of *F. sylvatica*, increasing the importance of this species in comparison to *Q. robur*. The simulations of autogenic succession as well as the analysis of the spatial association between dominant trees and their potential successors, demonstrated the trend towards the prevalence of *F. sylvatica* in the forest canopy, which can coexist with reduced populations of *Q. robur* and other non-dominant woody species. These results coincided with the natural dynamics of vegetation in northern Spain, deduced from subfossil pollen records. The roles of tree regeneration and both density-dependent and density-independent mortality, in determining the development and evolution of the spatial patterns of trees, are also discussed.

Key words: succession, regeneration, competition, disturbance, mortality, spatial pattern, tree age estimation, simulation, Atlantic forest.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la dinámica forestal se fundamenta en la descripción de la estructura y composición de una determinada superficie de bosque y en el análisis de los cambios que experimenta en el tiempo (VEBLEN 1992). El método más riguroso para el estudio de la dinámica forestal es la realización de censos repetitivos, único método que permite conocer directamente las tasas de reclutamiento y de mortalidad de cada especie y los cambios netos en la estructura y composición de un bosque durante el período de estudio (HIBBS 1983; MCCUNE & COTTAM 1985). Si es posible asumir que los cambios observados durante la duración del estudio pueden ser extrapolados a un período temporal más dilatado, podemos considerar que los censos repetitivos muestran la probabilidad de persistencia de cada especie y, por tanto, permiten pronosticar los cambios en la composición futura del bosque (VEBLEN 1992). Sin embargo, los estudios basados en los censos repetitivos son escasos, pues su conclusión debe ser programada a largo plazo, lo cual dificulta notablemente su realización.

Otro método más frecuentemente utilizado para el estudio de la dinámica forestal es la reconstrucción de la historia reciente del bosque a partir de la estructura de las poblaciones actuales (HENRY & SWAN 1974). La estabilidad de las poblaciones o la existencia de tendencias sucesionales son deducidos comúnmente a partir de las estructuras de tamaño y de edad de las diferentes poblaciones de árboles (PARKER & PEET 1984). El tamaño de un árbol puede ser un buen indicador de su probabilidad de supervivencia y de su capacidad reproductora, mostrando su potencialidad para contribuir a próximas generaciones (HARPER 1977). Sin embargo, cuando pretendemos reconstruir de forma precisa los patrones de regeneración o los detalles del desarrollo de las poblaciones que componen un bosque, la estimación de la edad de los árboles resulta imprescindible. Por lo tanto, es aconsejable estimar la edad de la máxima proporción posible de árboles y evitar sobrevalorar la precisión de las estimaciones realizadas por medio de los métodos que corrientemente se utilizan (VEBLEN 1992).

La muerte de árboles maduros es un fenómeno que presenta gran importancia en la dinámica forestal, pues libera espacio y recursos potencialmen-

te disponibles para el establecimiento de nuevos individuos (WHITE 1979). El fuego, como factor perturbador que elimina árboles dominantes, es crucial en la dinámica de algunos bosques de transición con otros tipos de vegetación no forestal, como la tundra (BERGERON & CHARRON 1994). Sin embargo, el abatimiento de árboles y la consiguiente creación de huecos en el dosel forestal es un importante factor que condiciona la dinámica de los bosques densos templados (RUNKLE 1985). La gran importancia que presentan las perturbaciones en la dinámica de estos bosques condujo a la utilización de los patrones de crecimiento radial de los árboles como un registro de liberaciones del crecimiento, las cuales se corresponden con la desaparición de árboles vecinos. Por lo tanto, la utilización de técnicas dendroecológicas permite reconstruir la secuencia de perturbaciones que han tenido lugar durante la historia reciente del bosque y relacionarla con su estructura actual (LORIMER 1980; LORIMER & FRELICH 1989).

La competencia afecta al establecimiento, crecimiento y mortalidad de los individuos que componen una comunidad, de forma que la existencia de interacciones asimétricas entre distintas especies puede ocasionar un cambio en la abundancia relativa de las mismas (SILVERTOWN 1987). Puesto que cada especie tiene unas características biológicas particulares y que existirán ciertas especies capaces de desarrollarse mejor que otras bajo ciertas condiciones, si estas condiciones persisten durante un tiempo suficiente, las especies que mejor respondan a las mismas relegarán a las demás y pasarán a dominar la comunidad (CRAWLEY 1986). Esta aseveración se conoce como principio de exclusión competitiva y asume que el ambiente en el que se desarrollan las comunidades naturales es uniforme en el espacio y constante en el tiempo. En la mayoría de los bosques densos de las regiones templadas y tropicales, la competencia entre árboles vecinos es intensa y condiciona notablemente la dinámica de las comunidades forestales. Por lo tanto, el análisis de la competencia, además de los procesos de establecimiento, crecimiento y mortalidad, se considera fundamental para el estudio de la dinámica forestal y de la coexistencia de las especies (DUNCAN 1991; KUBOTA & HARA 1995).

La coexistencia de las especies dominantes en bosques naturales puede ser explicada por medio de tres hipótesis fundamentales (VEBLEN 1986). Cuando las distintas especies dominantes en un bosque requieren diferentes condiciones ambientales y/o del sustrato para su establecimiento existe una *diferenciación de los nichos de regeneración*. Los distintos requerimientos de sustrato para la regeneración de dos especies de árboles dominantes posibilitan la independencia espacial de los árboles adultos de ambas especies y reducen la competencia interespecífica (DUNCAN 1991). Algunas especies de árboles que coexisten pueden presentar una *diferenciación de las características de los ciclos de vida*. Es decir, una especie puede ser más prolífica, puede presentar una mayor tasa de crecimiento, o puede ser más longeva que otra (VEBLEN 1986). Cuando la inestabilidad espacio-temporal del ambiente y de las interacciones explica la coexistencia de especies que en condiciones de estabilidad experimentarían una intensa competencia interespecífica, se produce una situación de *coexistencia en estado de no equilibrio*. En este sentido, las perturbaciones constituyen una fuente de heterogeneidad espacial y temporal en el entorno físico (DENSLOW 1985), la cual proporciona ambientes adecuados para el establecimiento de especies que no podrían desarrollarse en condiciones de total estabilidad. Estas tres hipótesis fundamentales no son mutuamente excluyentes y, de hecho, en los estudios sobre la dinámica de bosques naturales se suele concluir que las especies dominantes coexisten como consecuencia de una combinación de factores.

La existencia de tendencias sucesionales debe ser distinguida de una situación de equilibrio compositivo en las poblaciones que integran una determinada comunidad forestal. La distinción de ambas situaciones y, por tanto, la estimación de la composición futura de un bosque, puede ser realizada mediante tres posibles aproximaciones (VEBLEN 1992): 1) la realización de censos repetitivos a lo largo de períodos de varios años; 2) la inferencia de tendencias demográficas a partir de la estructura del bosque, incluyendo tanto a los árboles vivos como a los muertos, y 3) el estudio de la asociación espacial existente entre árboles del dosel y los individuos por los cuales pueden eventualmente ser reemplazados. Además, la rea-

lización de simulaciones de la dinámica forestal a partir de modelos basados en la interacción entre individuos, permite estimar la variación temporal de la estructura y composición de un bosque en ausencia de perturbaciones, proporcionando una proyección de futuro y permitiendo conocer el papel de las perturbaciones en la dinámica del bosque real (LEEMANS 1992).

En el presente trabajo se utiliza una combinación de técnicas que permiten estudiar la dinámica forestal en sus dos dimensiones, la espacial y la temporal, para el análisis intensivo de la dinámica forestal y las tendencias sucesionales en un bosque caducifolio de la cornisa cantábrica. Se analizan los procesos de establecimiento, crecimiento y mortalidad y se estudia su relación con la competencia, la estructura del dosel y el régimen de perturbación con el objeto de inferir la existencia de situaciones de coexistencia estable de las distintas especies o, en su defecto, de futuros cambios en la composición de cuatro parcelas en el bosque de Caviedes, Cantabria. Los objetivos del trabajo son: 1) describir la estructura de las poblaciones y los cambios en número de individuos y en área basal ocurridos durante los últimos 100 años; 2) analizar el crecimiento radial y la regeneración de las especies dominantes y su relación con la competencia y el régimen de perturbación; 3) valorar la importancia que tiene la mortalidad, tanto dependiente como independiente de la densidad, sobre la dinámica espacial del bosque; 4) estimar la probabilidad de reemplazamiento de especies para la detección de posibles cambios en la composición futura del dosel forestal, y 5) determinar la tendencia sucesional autogénica sobre la base de las interacciones entre las distintas especies, la cual sería experimentada por el bosque estudiado en ausencia de perturbaciones.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El bosque objeto de este estudio se ubica en la zona litoral del occidente de Cantabria (43°20' N, 4°18' O), entre las localidades de Comillas, Cabezón de la Sal y San Vicente de la Barquera, y pertenece al pueblo de Caviedes, Valdáliga. Se

encuentra dentro del grupo de montes Corona y del Parque Natural de Oyambre, a una distancia de 6 km de la línea de costa y a unos 8 km de la sierra del Escudo de Cabuérniga, la cual presenta una altitud máxima de 890 m snm. El territorio estudiado se incluye dentro de la provincia florística Atlántica Europea, caracterizada por el predominio de bosques planicaducifolios junto con matorrales y brezales. Este bosque se asienta sobre potentes suelos de tipo lehm arenoso (GUITIÁN *et al.* 1985) desarrollados a partir de areniscas, arcillas y limos formados en el Cretácico inferior (IGME 1976). Se encuentra localizado en una ladera orientada al norte-noreste con pendientes del 8 al 50% y altitudes que van de 40 a 240 m. El clima es fresco húmedo, con mínimo estival de precipitación (ALLUE 1990), con una precipitación total anual de 1.400 mm y 14 °C de temperatura media anual. Se trata de un bosque de 110 ha de extensión con el roble pedunculado (*Quercus robur* L.) y el haya (*Fagus sylvatica* L.) como especies dominantes. Otras especies leñosas relevantes en la composición de este bosque son: *Ilex aquifolium* L., *Salix atrocinerea* Brot., *Pyrus cordata* Desv., *Frangula alnus* Mill., *Corylus avellana* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Crataegus monogyna* Jacq. y *Malus sylvestris* Mill.

La historia reciente de este bosque incluye un aprovechamiento extensivo de su arbolado, habiendo estado directamente gestionado por la Marina española durante bastantes cientos de años. La calidad de la madera de roble extraída en el monte de Corona era la mejor de entre las colectadas por la Marina en toda la región (DE BONA 1881). Este hecho, junto con su gran cercanía a puntos de embarque y la facilidad de extracción de las piezas, favoreció su explotación y su preservación como masa forestal. El manejo que se realizó de estos bosques durante siglos se fundamentaba en la selección, señalamiento y corta de aquellos ejemplares que, por sus dimensiones y por su forma, fuesen adecuados para la obtención de una determinada pieza de navío. Con la utilización del acero como materia prima en la construcción naval, la gestión de este bosque se vio modificada desde finales del siglo XIX.

En fotografías aéreas del año 1953 se puede apreciar que el bosque de Caviedes presentaba zonas adhesionadas, con grandes árboles aislados y pre-

dominio del espacio abierto, frente a otras con un dosel forestal bien desarrollado y predominio del bosque denso. En el año 1942 tuvo lugar el consorcio de este monte con el Patrimonio Forestal del Estado y se comenzó el proceso de ordenación del mismo (VILLEGAS 1953). A lo largo de las décadas de 1940, 1950 y 1960 la inmensa mayoría de los terrenos circundantes, cubiertos sobre todo por masas de bosque natural, fueron despejados y repoblados con especies foráneas como el eucalipto (*Eucalyptus globulus* Labill.), el pino insigne (*Pinus radiata* D. Don.) y, en mucha menor cuantía, el roble boreal americano (*Quercus rubra* L.), el castaño japonés (*Castanea crenata* Sieb. & Zucc.), la secuoya (*Sequoia sempervirens* [D. Don.] End.) y el abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco). La junta vecinal de Caviedes, propietaria del bosque objeto de este estudio, decidió su preservación en la década de 1950, cesando en él cualquier tipo de aprovechamiento.

Características de *Q. robur* y *F. sylvatica*

La especie *F. sylvatica* es tolerante a la sombra, pues requiere luz filtrada para su germinación y sombra en los estados juveniles. Tiene un buen establecimiento de plántulas bajo un 50% de cobertura de las copas y reducción del crecimiento cuando el porcentaje de cobertura supera el 75%, llegando a sobrevivir hasta 5 años con tan sólo un 2% de la luz del día (PETERS 1992). Por lo general las especies de *Fagus* son más tolerantes a la sombra que los árboles planicaducifolios con los cuales conviven y responden con liberaciones del crecimiento cuando aumenta la luminosidad en su entorno, siendo frecuente la alternancia de períodos de disminución y liberación del crecimiento radial en los árboles de este género (PETERS 1992).

Por el contrario, *Q. robur* es una especie heliófila que requiere luz directa o poco filtrada para su germinación y para su crecimiento en las fases juveniles. Las diferencias en el crecimiento entre plántulas de *F. sylvatica* y de *Q. robur* en relación con la densidad del dosel son notables. Así, el crecimiento de las plántulas de *Q. robur* está limitado por la intensidad lumínica ya que bajo dosel se produce inhibición, independientemente del grado de cobertura, con crecimientos máximos

en terreno abierto (GEMMEL *et al.* 1996). Sin embargo, el crecimiento de plántulas de *F. sylvatica* únicamente se ve inhibido bajo doseles de elevada cobertura, no existiendo diferencias significativas en el crecimiento bajo doseles poco densos y en espacio abierto (GEMMEL *et al.* 1996).

Muestreo

Selección y establecimiento de las parcelas

Se eligieron cuatro parcelas rectangulares con superficies de 0,25 ha (50 x 50 m, parcelas C1 y C2), 0,30 ha (50 x 60 m, parcela C3) y 0,55 ha (50 x 110 m, parcela C4). Estas parcelas fueron subjetivamente seleccionadas a partir de tres criterios: 1) la existencia de poblaciones arbóreas formadas por individuos pertenecientes a un amplio rango de tamaños y con suficientes individuos muertos; 2) la existencia de una homogeneidad estructural y ambiental particular de cada una de las parcelas y diferente de las demás, y 3) la existencia de una topografía regular y con escasa pendiente que facilitase el trabajo de campo y garantizase un error mínimo en las mediciones. Las parcelas C1 y C2 fueron establecidas en zonas del bosque que en el pasado presentaban estructura de dehesa, mientras que las parcelas C3 y C4 lo fueron en lugares de bosque con dosel bien desarrollado. Cada una de estas parcelas fue delimitada y dividida en cuadrículas de 10 x 10 m. Las mediciones necesarias para el establecimiento de las parcelas se realizaron con una brújula Suunto de doble graduación y mediante cintas métricas.

Mediciones de campo

Todos los árboles vivos y muertos con un dap (diámetro del tronco medido a 1,3 m sobre el suelo) mayor o igual a 2 cm, fueron marcados con una referencia individual. Los árboles muertos incluyeron tanto a individuos muertos en pie como a los abatidos o quebrados por el viento, además de tocones que pudieron ser identificados por las características de su corteza o madera. Cada vástago aparentemente independiente fue considerado un individuo. Las coordenadas individuales *x* e *y* del centro de cada uno de los troncos mar-

cados se midieron dentro de cada cuadrícula con una precisión de 0,1 m, transformándose posteriormente las coordenadas de cuadrícula en coordenadas de parcela. La especie, el dap y la altura total fueron registrados individualmente, tomándose únicamente las dimensiones del mayor de los vástagos en los escasos individuos multifustales existentes. La altura total fue determinada mediante un hipsómetro Suunto.

Muestreo de testigos de madera

Se extrajeron testigos de madera a partir de todos los *Q. robur* y *F. sylvatica* vivos con dap mayor o igual a 5 cm incluidos en las cuatro parcelas estudiadas. La extracción se llevó a cabo mediante barras de incremento Suunto de 25 y 40 cm de longitud, según el tamaño de cada individuo. Las muestras se tomaron a las alturas estándar de 20 cm sobre el suelo para los individuos con dap menor de 30 cm, y de 1 m sobre el suelo para los individuos con dap mayor o igual a 30 cm. Normalmente se tomó un solo testigo por árbol, salvo en los casos en que el primer testigo extraído pasó lejos del centro cronológico del tronco o presentó defectos en las muestras como nudos, cicatrices o podredumbres. En estos casos se realizó muestreo repetitivo hasta obtener un testigo adecuado para los objetivos del estudio. En la medida de lo posible, la extracción se realizó por la zona del tronco en que la médula se encontraba más distante de la superficie, con objeto de incluir en la muestra un número mínimo de anillos anómalos.

Análisis dendrocronológico

Datación y medición de las series de anchuras de anillos

Los testigos de madera fueron dejados secar al aire durante varios días. Seguidamente, los testigos fueron encolados en soportes de madera y pulidos con lijas cada vez más finas, hasta que fueron distinguidos todos los detalles del tejido leñoso. Los testigos fueron datados visualmente mediante las técnicas habituales (STOKES & SMILEY 1968), tomando como referencia el anillo más externo, formado en el período de crecimiento previo a

su fecha de extracción, y los años característicos identificados para cada una de las especies. Las anchuras de los anillos de todas las muestras pertenecientes a individuos con al menos 100 años de edad fueron medidas bajo lupa binocular con una precisión de 0,01 mm. La medición se llevó a cabo con equipo específico (plataforma de medición Velmex, codificador lineal Acu-Rite y unidad de lectura digital Metronics QC-1000) conectado a un ordenador PC-486, para registrar las series completas de mediciones.

Con el objeto de identificar posibles errores en los procesos de datación y medición, fue utilizado el programa COFECHA (HOLMES 1983) que realiza la datación cruzada entre cada una de las series de anchuras de anillos y una cronología maestra previamente establecida. La datación cruzada fue llevada a cabo mediante la estandarización de las series por medio de una *spline* cúbica seguida de modelado autorregresivo y la transformación logarítmica de la serie residual resultante. Para cada serie transformada de este modo y fraccionada en segmentos de 40 años, solapados 20 años entre sí, fueron determinados los retardos que presentan mayores correlaciones con la cronología maestra, lo cual permitió localizar la presencia de anillos anómalos en las muestras (anillos dobles o localmente ausentes) y de errores de datación y de medición (anchuras desmesuradamente grandes o pequeñas respecto del promedio). Se elaboró una cronología maestra para cada una de las dos especies dominantes a partir de las series que mostraron una elevada correlación (al menos 0,50) y cuyos segmentos constituyentes presentaron las mayores correlaciones para un retardo de cero años respecto de su datación actual.

Estimación de la edad

Para la estimación de la edad de cada uno de los árboles vivos con dap mayor o igual a 5 cm existentes en las cuatro parcelas estudiadas, se siguió el protocolo especificado en ROZAS (1999). La edad de los testigos que incluían la médula fue estimada como el número total de anillos observados en la muestra. Si los testigos no mostraban la médula, fue necesario estimar el número de anillos desaparecidos el cual, sumado al número de anillos dis-

ponibles en el testigo, proporcionó una estimación de la edad del árbol. En los testigos que no incluían la médula pero mostraban los arcos de los anillos internos, la longitud de testigo ausente se estimó prolongando en línea recta dos radios visibles en el testigo. La distancia existente entre el mayor arco completamente visible y el punto en que se cruzaron las prolongaciones de los radios fue considerada una estimación válida de la longitud de testigo ausente. En este caso, el número de anillos incluidos en el segmento ausente fue estimado mediante modelos de crecimiento radial inicial elaborados para esta localidad (ROZAS 1999).

Para los testigos que no mostraban la médula ni los arcos de los anillos internos, la longitud de testigo ausente fue estimada como la diferencia entre el radio geométrico del árbol y la longitud del testigo disponible (NORTON *et al.* 1987). La edad del segmento ausente fue estimada extrapolando la tasa media de crecimiento de los 20 anillos más internos disponibles en el testigo. Finalmente, en los escasos árboles huecos o severamente descompuestos a partir de los cuales no fue posible tomar testigos, o los testigos extraídos fueron demasiado cortos, la edad fue estimada por medio de las rectas de regresión edad-diámetro obtenidas a partir del resto de los árboles de su especie (ROZAS 1999). A las estimaciones de la edad obtenidas en árboles con dap mayor o igual a 30 cm por cualquiera de estos cuatro métodos, les fueron sumados factores de corrección por pérdida de anillos debido a la altura de muestreo: 5 años para *Q. robur* y 11 años para *F. sylvatica* (ROZAS 1999). De esta forma fueron obtenidas las estimaciones de la edad de 590 árboles referidas a una altura de 20 cm sobre el nivel del suelo. Para cada especie y parcela se calcularon los mejores ajustes por regresión de mínimos cuadrados, con el objeto de obtener las correspondientes relaciones edad-diámetro. Las tasas medias de crecimiento en área basal y en altura de cada individuo se calcularon dividiendo el área basal y la altura total, respectivamente, por la edad individual.

Competencia y crecimiento radial

En cada uno de los testigos de madera procedente de los árboles < 80 años de edad, el crecimiento radial de los últimos 5 años fue utilizado para cal-

cular, a partir del dap y de este dato, el incremento en área basal experimentado por cada árbol en los últimos 5 años (ΔAB_5). Fue calculado un índice de competencia *IC* definido como (modificado de LORIMER 1983):

$$IC = \frac{\sum_{j=i}^n AB_j}{AB_i}$$

donde AB_i es el área basal del individuo focal *i* y AB_j es el área basal de cada uno de los individuos vecinos *j*. Este índice se calculó para los árboles distantes al menos 5 m de los bordes de las parcelas, considerándose vecinos a todos los individuos situados a una distancia menor o igual a 5 m de los árboles focales. El índice de competencia intraespecífica fue calculado considerando únicamente a los individuos de la misma especie incluidos dentro del radio de vecindad de 5 m, mientras que para el cálculo del índice de competencia interespecífica se tuvieron en cuenta los árboles vecinos pertenecientes al resto de las especies.

Fue calculado también un índice de cierre del dosel *ICD* basado en la estereogeometría de los árboles vecinos de cada uno de los individuos focales (modificado de LIEBERMAN *et al.* 1989):

$$ICD = \frac{\sum_{j=1}^n (A_j - A_i)}{\sqrt{(A_j - A_i)^2 + d_{ij}^2}}$$

donde A_i es la altura total del árbol focal *i*, A_j es la altura total de cada uno de los individuos vecinos *j* y d_{ij} es la distancia existente entre los individuos *i* y *j*. Este índice fue calculado para los individuos distantes al menos 5 m de los bordes de las parcelas, considerándose vecinos a todos los árboles situados a una distancia menor o igual a 5 m de los árboles focales, siempre que su altura total fuese superior a la del correspondiente individuo focal. El índice de cierre del dosel fue calculado considerando por separado a los individuos vecinos de la misma especie y de distinta especie que el árbol focal. La relación existente entre el aumento en área basal durante los últimos 5 años (período en el cual las condiciones ambientales de las parcelas estudiadas no han sufrido brus-

cos cambios) y los índices de competencia y de cierre del dosel, fue estimada mediante el cálculo de correlaciones parciales.

Análisis espacial

Análisis del patrón espacial

El patrón espacial fue analizado mediante la función univariable K de Ripley (RIPLEY 1977; UPTON & FINGLETON 1985), la cual indica el tipo, escala e intensidad del patrón espacial que presenta una serie de puntos distribuidos sobre el plano calculados a partir de las distancias existentes entre todos ellos. Esta función realiza el cómputo del número de puntos vecinos que se encuentran a una distancia menor o igual que t respecto de cada punto focal. El estadístico $K(t)$ presenta una distribución sesgada, puesto que los puntos próximos a los límites de cada parcela tienen menos puntos vecinos que los situados en posiciones centrales. La corrección del efecto borde fue efectuada mediante el método de pesado, asignándole un peso mayor a los individuos periféricos que a los centrales. Los valores de $K(t)$ fueron calculados cada 1 m y para una distancia máxima de 25 m, distancia correspondiente a la mitad del lado más corto de todas las parcelas estudiadas. Únicamente fueron analizadas series de puntos con más de diez individuos.

La hipótesis de aleatoriedad espacial fue comprobada mediante la simulación de las coordenadas correspondientes a una serie de puntos con distribución aleatoria y con el mismo número de individuos que la muestra. El análisis univariable de 100 simulaciones proporcionó un intervalo de confianza del 95% para la hipótesis de aleatoriedad espacial a partir de los valores máximo y mínimo de $K(t)$ para cada distancia t . Todos los resultados fueron transformados en $L(t) = [K(t)/\pi]^{1/2}$ con el objeto de linealizar la función y estabilizar la varianza, y la interpretación fue hecha representando $L(t)-t$ frente a la distancia t . Un patrón en agregados tiene lugar cuando $L(t)-t$ es significativamente mayor que cero, y un patrón regular cuando $L(t)-t$ es significativamente menor que cero.

Análisis de la interacción espacial

La interacción espacial entre dos series de puntos fue analizada mediante la función K de Ripley bivariable (LOTWICK & SILVERMAN 1982; UPTON & FINGLETON 1985), la cual indica el tipo, escala e intensidad del patrón espacial bivariable que presentan dos series de puntos distribuidas sobre el plano. Esta función $K_{12}(t)$ realiza el cómputo del número de puntos de tipo 2 que se encuentran a una distancia menor o igual que t respecto de cada punto de tipo 1. Las especificaciones del cálculo y la corrección del efecto borde fueron los mismos que para el análisis univariable. La hipótesis de independencia espacial fue comprobada mediante la simulación de traslaciones toroidales aleatorias de los puntos de tipo 2 (UPTON & FINGLETON 1985). El análisis bivariable de 100 simulaciones proporcionó un intervalo de confianza del 95% para la hipótesis de independencia espacial a partir de los valores máximo y mínimo de $K_{12}(t)$ para cada distancia t . Todos los resultados fueron transformados en la función $L_{12}(t) = [K_{12}(t)/\pi]^{1/2}$ y la interpretación fue realizada representando gráficamente $L_{12}(t)-t$ frente a la distancia t . Cuando $L_{12}(t)-t$ es significativamente mayor que cero existe atracción espacial, mientras que cuando $L_{12}(t)-t$ es significativamente menor que cero existe repulsión espacial entre ambas series de puntos.

Análisis espacial de la mortalidad

Fueron considerados como integrantes de la cohorte más reciente tanto los árboles con edad inferior a 100 años como los individuos vivos y muertos con dap inferior a 5 cm. Con el objeto de comprobar en qué medida la mortalidad dependiente de la densidad modifica el patrón espacial de los árboles pertenecientes a la cohorte más reciente, fueron analizados los patrones espaciales de los árboles vivos bajo la hipótesis de mortalidad aleatoria. La hipótesis de mortalidad aleatoria fue comprobada eliminando al azar del conjunto de árboles vivos + muertos el mismo número de individuos que el número de árboles muertos de la población real y realizando el análisis del patrón espacial en los restantes (KENKEL 1988; DUNCAN 1991). El análisis univariable de 100 simulacio-

nes proporcionó intervalos de confianza del 95% para la hipótesis de mortalidad aleatoria a partir de los máximo y mínimo valores de $L(t)-t$ obtenidos para cada distancia t . Además, fueron analizados los patrones espaciales de todos los árboles vivos con edad superior a 150 años, junto con los muertos con dap mayor o igual a 25 cm, con el propósito de comprobar el papel de la mortalidad independiente de la densidad en la modificación del patrón espacial de los árboles maduros, dominantes en el dosel forestal.

Análisis de las tendencias sucesionales

Estructura de las poblaciones

Se elaboraron las distribuciones de diámetro para el conjunto de individuos vivos y muertos de todas las parcelas estudiadas, pertenecientes a las seis especies más relevantes: *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Ilex aquifolium*, *Frangula alnus*, *Salix atrocinerea* y *Pyrus cordata*. Con el objeto de conocer si las poblaciones de las especies dominantes, *F. sylvatica* y *Q. robur*, están 'balanceadas', se calcularon sus ajustes a las distribuciones potencial y exponencial por regresión mínimo cuadrática. El aumento en área basal que han experimentado los árboles maduros durante el período 1900-1997 fue estimado suponiendo que la excentricidad del crecimiento a lo largo de cualquiera de los radios de un árbol permanece más o menos constante durante toda la vida del mismo. Este hecho ha sido observado en secciones completas de *F. sylvatica* y de *Q. robur*, encontrándose un solo individuo de entre más de cuarenta examinados, a partir de secciones obtenidas en el bosque de Caviedes, en el cual la excentricidad varió a lo largo de un mismo radio.

Para cada uno de los individuos maduros fue calculada la constante:

$$\frac{L_T}{R_G} = C_{re}$$

donde L_T es la longitud total del testigo hasta la médula del tronco (longitud del testigo si éste incluye la médula o, si no incluye la médula, la suma de la longitud del testigo más la longitud del testigo ausente, obtenida por el método de

prolongación de los radios; ROZAS 1999) y R_G es el radio geométrico del tronco. Dividiendo la longitud de testigo para el período 1900-1997 entre esta constante se obtuvo una estimación del aumento medio que ha experimentado el radio del árbol durante dicho período, y a partir de éste valor se obtuvo una estimación del aumento en área basal. El incremento en área basal para los individuos muertos o con edad inferior a 100 años fue calculado directamente a partir del diámetro de los mismos, suponiendo que no se conservan sobre el suelo del bosque los restos de árboles muertos antes del año 1900.

Perturbaciones, regeneración y crecimiento radial

A partir de las series de crecimiento radial medidas sobre los testigos de los árboles maduros se elaboraron las cronologías de crecimiento anual promedio durante los últimos 200 años, para ambas especies en cada una de las parcelas. Para cada una de las series de crecimiento individuales fueron considerados años con liberación del crecimiento aquellos que han experimentado un aumento en la tasa de crecimiento superior al 100% cuando son comparados períodos consecutivos de 10 años mediante un filtro de porcentaje de cambio en el crecimiento (NOWACKI & ABRAMS 1997). Este criterio ha sido utilizado previamente en otros trabajos para diferenciar las señales de perturbación de los efectos de otros tipos de factores (LORIMER & FRELICH 1989; FRELICH & GRAUMLICH 1994). Mediante la aplicación a cada una de las series individuales de crecimiento del filtro de porcentaje de cambio en el crecimiento, se obtuvo un registro de las liberaciones del crecimiento que han tenido lugar en las cuatro parcelas estudiadas durante los últimos 210 años.

Con el objeto de conocer en qué medida afecta la secuencia de perturbaciones al crecimiento radial de los individuos maduros de *Q. robur* y *F. sylvatica*, para cada una de ambas especies se seleccionaron dos grupos de muestras. Como indicadoras de la señal común se elaboraron cronologías control a partir de testigos procedentes de árboles no afectados por sucesos locales. Para su selección se consideraron dos requisitos: 1) las muestras son

testigos y secciones de árboles procedentes tanto de las cuatro parcelas estudiadas como de zonas del bosque alejadas de las mismas, y 2) las series individuales presentan un coeficiente de correlación de al menos 0,50 con la correspondiente serie maestra y todos sus segmentos constituyentes muestran una elevada correlación con la misma (programa COFECHA; HOLMES 1983). Como indicadores de la señal no climática se elaboraron sendas cronologías constituidas por series procedentes de muestras de *F. sylvatica* y *Q. robur* tomadas en las cuatro parcelas estudiadas, correctamente datadas y con una escasa correlación con la serie maestra para la localidad en alguno de sus segmentos. Estas cronologías están formadas por series de crecimiento que se desvían de la señal común debido a causas locales no compartidas globalmente por los *F. sylvatica* y *Q. robur* maduros del bosque estudiado.

A partir de los cuatro grupos de muestras, cada una de las cronologías fue obtenida como la media aritmética de las series brutas de anchuras de anillos, sin ningún tipo de estandarización, por lo cual conservan toda la información contenida en las muestras. Con el objeto de hacer a las cronologías directamente comparables entre sí, ya que cada una de ellas presenta una distribución particular (FRITTS & SWETNAM 1989), las cuatro cronologías fueron normalizadas mediante la sustracción de su media y la división entre su desviación típica. De esta forma, todas ellas fueron directamente comparables por presentar una distribución normal con media 0 y desviación típica 1. La diferencia entre ambas cronologías promedio para cada especie (es decir, la afectada por las perturbaciones menos la control, indicativa de la señal común), muestra cuál es la respuesta del crecimiento radial de esta especie a las perturbaciones, pues la influencia de la variabilidad climática sobre el crecimiento radial ha sido sustraída. Las series diferencia entre ambas cronologías fueron suavizadas mediante un filtro de baja frecuencia de 13 años.

Estimación de la dinámica sucesional

Se calculó el número medio de individuos vivos con edad inferior a 80 años que se encuentran a una distancia menor o igual a 5 m de los *Q. robur* y *F. sylvatica* maduros (con al menos 150 años de

edad) y de los árboles muertos con al menos 20 cm de dap. El cálculo fue realizado para los *F. sylvatica* y los *Q. robur*, así como para la totalidad de los individuos pertenecientes a las restantes especies (*Ilex aquifolium*, *Pyrus cordata*, *Salix atrocinerea*, *Frangula alnus*, *Corylus avellana* y *Crataegus monogyna*). A partir de estos datos se elaboraron las matrices y el diagrama de transición correspondientes para las especies dominantes, a partir de las probabilidades de sustitución para la totalidad de la superficie de bosque estudiada. Además, se simuló la variación temporal de la densidad de las dos especies dominantes (*F. sylvatica* y *Q. robur*) y de dos especies secundarias (*P. cordata* y *S. atrocinerea*) en diferentes superficies de bosque (entre 0,1 y 1 ha) a lo largo de 500 años. Estas simulaciones se llevaron a cabo mediante el programa FORSKA, con el objeto de obtener una proyección de futuro de la composición y estructura del bosque en ausencia de perturbaciones, es decir, considerando únicamente las interacciones entre individuos de la misma o distinta especie. Los parámetros utilizados para realizar las simulaciones fueron en parte tomados de LEBMANS (1992) y en parte derivados de los datos registrados en el bosque de Caviedes.

RESULTADOS

Estructura de las poblaciones

Las poblaciones de *Fagus sylvatica* y de *Quercus robur* presentes en las 1,35 ha de bosque estudiadas presentan una estructura de tamaños claramente balanceada, con mayor abundancia de individuos en las clases de tamaño menores y una gradual disminución de individuos hacia las clases de tamaño mayores, siendo mucho más pronunciada esta relación en la población de *F. sylvatica* (figura 1). Las distribuciones de árboles vivos de ambas especies dominantes se ajustan significativamente ($P < 0,001$) a una distribución potencial, presentando en el caso de *F. sylvatica* una forma compuesta, abruptamente monotónica descendente en las clases de tamaño pequeñas y unimodal con un pico poco pronunciado en la clase de diámetro de 45 a 50 cm. Se distingue la existencia de dos tipos de mortalidad, tanto en la población de *F. sylvatica*

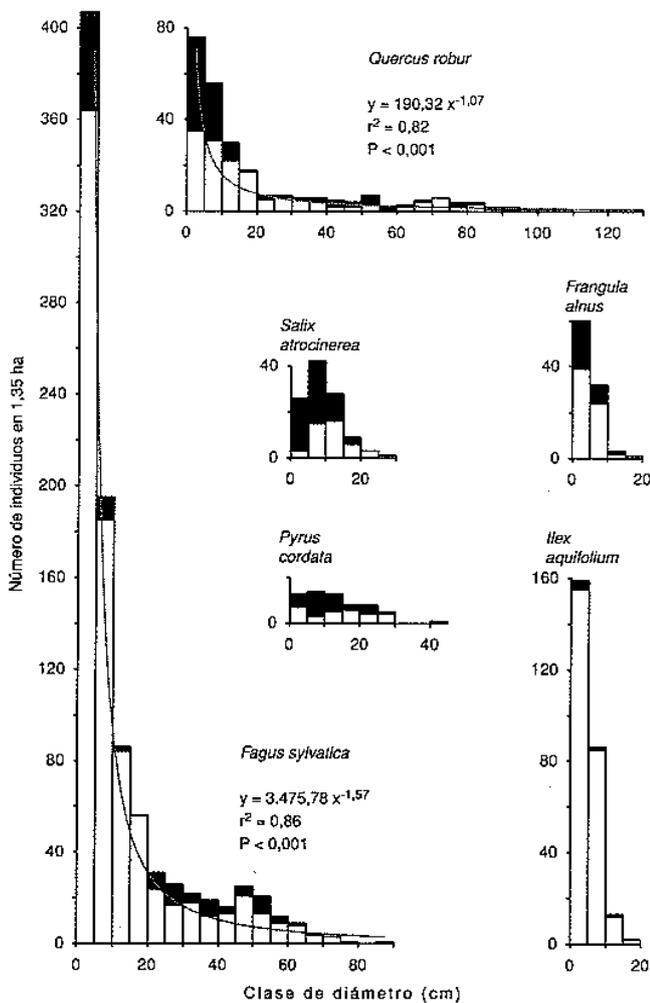


Fig. 1. Estructuras de tamaño de las especies leñosas más importantes que componen el bosque de Caviedes, Cantabria. Se muestra el número de individuos vivos y muertos (sombreado), con $\text{dap} \geq 2 \text{ cm}$, en clases de 5 cm, así como los ajustes a una función potencial de las distribuciones de individuos vivos para las dos especies dominantes. x: marca de la clase de diámetro. y: número de individuos. [Size structures of the most important woody species in the Caviedes forest, Cantabria. The number of live and dead (shaded) trees with $\text{dbh} \geq 2 \text{ cm}$, in 5 cm diameter classes, as well as the power equations fitted to the distributions of live dominant trees, are showed. x: mid-point of the diameter class. y: number of individuals.]

como en la de *Q. robur*: la que tuvo lugar entre individuos con un diámetro inferior a 15 cm, probablemente dependiente de la densidad, y la que ocurrió entre árboles con dap superior a 20 cm, es decir, entre individuos dominantes en el dosel, la cual se correspondería con mortalidad independiente de la densidad. La forma de las distribuciones de diámetro de *Frangula alnus* e *Ilex aquifolium* fue claramente descendente, con mortalidad en las clases de tamaño menores, más abundante en el caso de

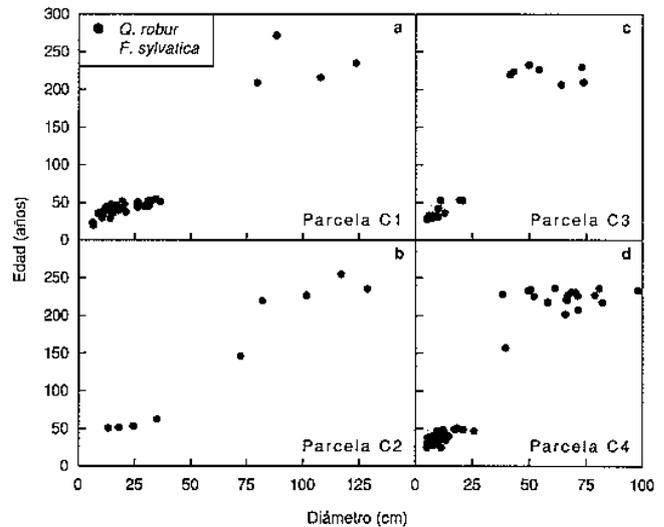


Fig. 2. Diagramas de dispersión de la edad frente al diámetro para los *Q. robur* y *F. sylvatica* vivos, con $\text{dap} \geq 5 \text{ cm}$, en cuatro parcelas de bosque estudiadas en el monte de Caviedes, Cantabria. [Scatter diagrams of age against diameter of live *Q. robur* and *F. sylvatica* trees with $\text{dbh} \geq 5 \text{ cm}$, in four stands at the Caviedes forest, Cantabria.]

F. alnus y muy escasa en el caso de *I. aquifolium* (figura 1). Sin embargo, las distribuciones de tamaño de *Salix atrocinerea* y *Pyrus cordata* muestran una forma unimodal, con abundante mortalidad en las clases de tamaño pequeñas e intermedias (figura 1).

En todas las parcelas estudiadas se distinguieron dos cohortes bien diferenciadas para cada una de las dos especies dominantes. Por un lado, la cohorte más antigua, establecida entre 150 y 270 años atrás, se encuentra escasamente representada en las parcelas C1 y C2, pero es abundante en las parcelas C3 y C4 (figura 2). La máxima edad estimada para la especie *Q. robur* fue de 272 años y de 266 años para *F. sylvatica*. Por otro lado se encuentra la cohorte más abundante, establecida entre 20 y 80 años atrás, de la cual forman parte la inmensa mayoría de los árboles con un dap inferior a 25 cm. En todos los análisis de regresión efectuados entre la edad y el diámetro, la relación obtenida fue altamente significativa ($P < 0,001$), con valores de los coeficientes de determinación de entre 0,55 y 0,94 (tabla 1). Para *Q. robur*, la mejor relación obtenida fue lineal en las parcelas C1 y C2, mientras que en las parcelas C3 y C4, así como para la totalidad de los árboles de esta especie, fue potencial. Para *F. sylvatica*, en todos los casos se obtuvo una relación lineal (tabla 1).

TABLA 1

RELACIONES EDAD-DIÁMETRO PARA LOS *Q. ROBUR* Y *F. SYLVATICA* VIVOS, CON DAP \geq 5 CM, INCLUIDOS EN LAS CUATRO PARCELAS ESTUDIADAS EN EL MONTE DE CAVIEDES, CANTABRIA. SE INDICAN LAS ECUACIONES QUE OFRECEN MEJORES AJUSTES POR REGRESIÓN DE MÍNIMOS CUADRADOS.
[AGE-DIAMETER RELATIONSHIPS FOR THE LIVE *Q. ROBUR* AND *F. SYLVATICA* TREES WITH DBH \geq 5 CM IN FOUR STADS AT THE CAVIEDES FOREST, CANTABRIA. THE BEST EQUATIONS OBTAINED BY MEANS OF LEAST-SQUARES REGRESSION ARE SHOWN.]

| Especie | Parcela | N | Ecuación | r ² | P |
|---------------------|---------|-----|--|----------------|---------|
| <i>Q. robur</i> | C1 | 41 | edad = 3,75 + 2,11 dap | 0,89 | < 0,001 |
| | C2 | 9 | edad = 15,00 + 1,96 dap | 0,94 | < 0,001 |
| | C3 | 21 | log _e (edad) = 1,58 + 0,92 log _e (dap) | 0,92 | < 0,001 |
| | C4 | 50 | log _e (edad) = 1,76 + 0,85 log _e (dap) | 0,91 | < 0,001 |
| | Total | 121 | log _e (edad) = 1,70 + 0,81 log _e (dap) | 0,83 | < 0,001 |
| <i>F. sylvatica</i> | C1 | 44 | edad = 19,92 + 1,81 dap | 0,55 | < 0,001 |
| | C2 | 118 | edad = 32,58 + 1,89 dap | 0,59 | < 0,001 |
| | C3 | 152 | edad = 8,72 + 4,43 dap | 0,89 | < 0,001 |
| | C4 | 153 | edad = 18,97 + 3,76 dap | 0,84 | < 0,001 |
| | Total | 467 | edad = 14,51 + 3,59 dap | 0,76 | < 0,001 |

N: número de árboles [number of trees].

r²: coeficiente de determinación [r-square coefficient].

P: nivel de significación [significance level].

Dinámica de las poblaciones

Los cambios que han experimentado las poblaciones de las dos especies dominantes en el bosque, durante el período 1900-1997, contrastan entre especies y entre las diferentes parcelas estudiadas. Salvo en la parcela C1, el número de *Q. robur* supervivientes de la cohorte establecida hace al menos 140 años fue menor que el número de *F. sylvatica* supervivientes, siendo para la totalidad de las parcelas de 34 robles frente a 90 hayas (tabla 2). Sin embargo, el incremento en área basal experimentado por estos árboles fue proporcionalmente mayor para *Q. robur* que para *F. sylvatica*, especialmente en las parcelas C1 y C2 en las cuales se registraron incrementos medios de 0,44 y 0,48 m² por individuo de *Q. robur*, frente a los 0,33 y 0,12 m² por individuo de *F. sylvatica*.

En la parcela C3 fue donde los *Q. robur* maduros presentaron un menor aumento del área basal durante los últimos 98 años, con 0,13 m² por árbol, siendo el crecimiento medio para la totalidad de los árboles maduros de esta especie de 0,26 m² por individuo. En el caso de los *F. sylvatica* maduros, el incremento medio en área basal, tanto en las parcelas C3 y C4 como en el total de todas las parcelas fue de 0,13 m² por individuo (tabla 2). En todos los casos, tanto el número de individuos

como el aumento en área basal debidos a regeneración durante el período 1900-1997 fue notablemente superior para *F. sylvatica* que para *Q. robur* (tabla 2). El número total de individuos muertos con dap inferior a 20 cm fue mayor en el caso de *Q. robur*, mientras que el número total de árboles muertos con dap mayor o igual a 20 cm fue mayor en el caso de *F. sylvatica* (tabla 2).

Los patrones de crecimiento radial de los árboles maduros han sido distintos para *Q. robur* y *F. sylvatica* a lo largo de los últimos 220 años, siendo también diferentes entre parcelas. Así, en la parcela C1 el crecimiento de *Q. robur* fue mayor que el de *F. sylvatica* hasta el año 1880, igualándose el crecimiento de ambas especies en esa fecha hasta el momento actual (figura 3a). En la parcela C2, el crecimiento de *Q. robur* fue mayor que el de *F. sylvatica* a lo largo de la inmensa mayoría de los últimos 200 años, equiparándose el crecimiento radial de ambas especies hacia el año 1970 (figura 3b). El crecimiento medio de *Q. robur* en la parcela C3 fue mayor que el de *F. sylvatica* durante el período 1795-1880, ambas especies crecieron con una tasa media similar desde 1880 hasta 1930, y desde esa fecha hasta la actualidad el crecimiento medio de *F. sylvatica* aumentó progresivamente mientras que el de *Q. robur* ha seguido una tendencia ligeramente descendente (figura 3c). En

TABLA 2

NÚMERO DE INDIVIDUOS (N), INCREMENTO DEL ÁREA BASAL (ΔAB , M²) E INCREMENTO MEDIO EN ÁREA BASAL (ΔMAB , M²/ÁRBOL) DE *Q. ROBUR* Y *F. SYLVATICA*, DESDE EL AÑO 1900 HASTA 1997, POR PARCELAS Y EN LA TOTALIDAD DE LA SUPERFICIE DE BOSQUE ESTUDIADA (1,35 HA) EN EL MONTE DE CAVIEDES, CANTABRIA.

[NUMBER OF TREES (N), BASAL AREA INCREMENT (ΔAB , M²), AND MEAN BASAL AREA INCREMENT (ΔMAB , M²/TREE) OF *Q. ROBUR* AND *F. SYLVATICA* FROM 1900 TO 1997 IN FOUR STANDS AT THE CAVIEDES FOREST, CANTABRIA.]

| Parcela | Vivos > 140 años | | | Vivos < 98 años | | Muertos dap < 20 cm | | Muertos dap ≥ 20 cm | |
|------------------------|------------------|-------------|--------------|-----------------|-------------|---------------------|-------------|---------------------|-------------|
| | N | ΔAB | ΔMAB | N | ΔAB | N | ΔAB | N | ΔAB |
| <i>Quercus robur</i> | | | | | | | | | |
| C1 | 4 | 1,78 | 0,44 | 40 | 1,27 | 27 | -0,15 | 6 | -1,67 |
| C2 | 5 | 2,40 | 0,48 | 4 | 0,18 | 3 | -0,04 | 4 | -1,37 |
| C3 | 7 | 0,94 | 0,13 | 19 | 0,14 | 22 | -0,04 | 3 | -0,47 |
| C4 | 18 | 3,62 | 0,20 | 59 | 0,36 | 23 | -0,04 | 11 | -2,83 |
| Total | 34 | 8,74 | 0,26 | 122 | 1,95 | 75 | -0,27 | 24 | -6,34 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | | | | | | | | | |
| C1 | 1 | 0,33 | 0,33 | 67 | 1,27 | - | - | - | - |
| C2 | 6 | 0,72 | 0,12 | 143 | 3,29 | 20 | -0,06 | 1 | -0,04 |
| C3 | 36 | 4,54 | 0,13 | 234 | 1,32 | 28 | -0,02 | 30 | -3,74 |
| C4 | 47 | 6,01 | 0,13 | 298 | 1,11 | 8 | -0,02 | 15 | -1,94 |
| Total | 90 | 11,60 | 0,13 | 742 | 6,99 | 56 | -0,10 | 46 | -5,72 |

la parcela C4, por otra parte, ambas especies mostraron un patrón de crecimiento muy similar, distinguiéndose breves períodos de unos 20 a 25 años en los cuales *Q. robur* creció más que *F. sylvatica*. Durante los últimos 25 años esta tendencia se invirtió, presentando la segunda especie un mayor crecimiento medio (figura 3d).

Cuando los árboles maduros fueron considerados en conjunto, sin tener en cuenta la parcela de la cual procedían las muestras, se constató que la tasa media de crecimiento de *Q. robur* era significativamente mayor que la de *F. sylvatica* durante los años previos a 1900 (TMC \pm 1 ET = 1,9 \pm 0,6 mm para *Q. robur* y 0,9 \pm 0,4 mm para *F. sylvatica*; *t* para muestras independientes = 7,84; g.l. = 70; *P* < 0,001), mientras que ambos valores medios no difirieron durante el período 1900-1997 (TMC \pm 1 ET = 1,1 \pm 0,5 mm para *Q. robur* y 1,1 \pm 0,4 mm para *F. sylvatica*; *t* para muestras independientes = 0,07; g.l. = 70; *P* = 0,947). Este resultado fue una consecuencia de la significativa disminución de la tasa media de crecimiento de *Q. robur* desde los años previos a 1900 hasta el período 1900-1997 (*t* para observaciones apareadas = 7,15; g.l. = 31; *P* < 0,001), pues la tasa media de crecimiento de *F. sylvatica* para los dos

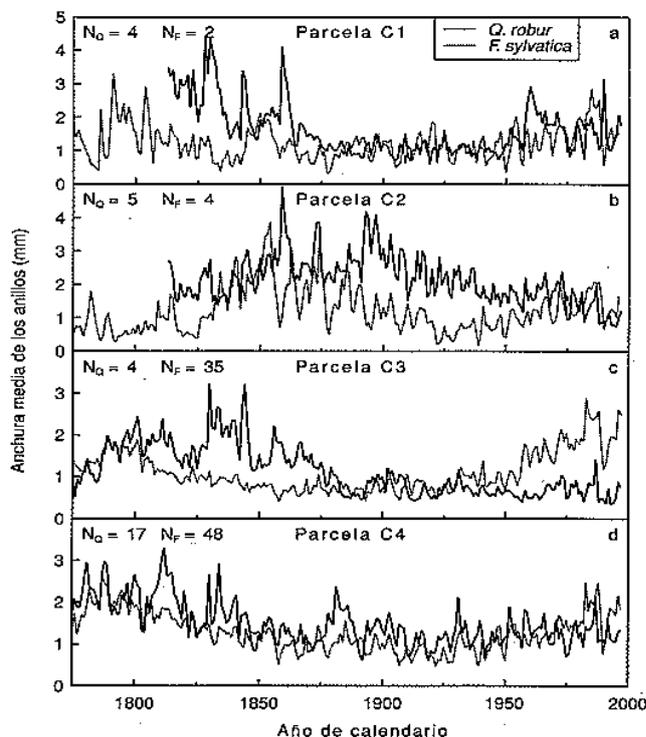


Fig. 3. Crecimiento radial medio para los *Q. robur* y *F. sylvatica* maduros en cada una de las parcelas estudiadas, obtenidos a partir de todos los árboles vivos con edad superior a 155 años. Se indica el número de testigos de *Quercus* (No) y de *Fagus* (Nf) utilizados para la obtención de cada cronología promedio. [Average radial growth of mature *Q. robur* and *F. sylvatica* trees in four forest plots, calculated from trees older than 155 years. The number of *Quercus* (No) and *Fagus* (Nf) cores included in each mean chronology, are showed.]

períodos no varió significativamente (t para observaciones apareadas = 1,42; g.l. = 39; $P = 0,163$).

Competencia y crecimiento

Las tasas medias de crecimiento en área basal experimentadas por los *Q. robur* con un tamaño de entre 5 a 30 cm de dap fueron significativamente mayores que para los *F. sylvatica* de las mismas clases de tamaño (figura 4a). Sin embargo, la tasa media de crecimiento en altura de ambas especies únicamente difirió para los individuos de 5 a 10 cm de dap, la cual fue significativamente mayor en el caso de *Q. robur* (figura 4b). Los índices tanto de competencia como de cierre del dosel, difirieron entre los *Q. robur* y *F. sylvatica* de la cohorte más reciente para una única clase de tamaño. Los *F. sylvatica* de 5 a 10 cm de dap mostraron un índice de competencia significativamente mayor, mientras que el índice de cierre del dosel fue mayor para los *Q. robur* de 15 a 20 cm de dap (figuras 4c y 4d).

El índice medio de competencia total calculado para los *Q. robur* de la cohorte más reciente fue significativamente menor que el mismo para *F. sylvatica* (valor medio ± 1 ET = $5,7 \pm 0,8$ para *Q. robur* vs. $16,6 \pm 2,4$ para *F. sylvatica*; prueba de Mann-Whitney: $U = 6681,0$; $N = 314$; $P = 0,008$). Además, el máximo índice de competencia obtenido para un individuo de *Q. robur* fue 48,2 mientras que para *F. sylvatica* fue 266,5, exactamente 5,5 veces mayor que el anterior. Sin embargo, no se detectó una diferencia significativa entre los índices medios de cierre del dosel para ambas especies (valor medio ± 1 ET = $1,0 \pm 0,1$ para *Q. robur* vs. $0,9 \pm 0,1$ para *F. sylvatica*; prueba de Mann-Whitney: $U = 8202,0$; $N = 314$; $P = 0,706$).

En el caso de *Q. robur*, los valores medios de los índices de competencia intra- o interespecífica, así como los índices de cierre del dosel ejercidos por la misma o distinta especie, no difirieron significativamente para las distintas clases de tamaño, ni para la totalidad de los individuos de la cohorte más reciente (figura 5). La única excepción se encontró en el caso de los árboles con dap de 30 a 45 cm, en los cuales el índice de competencia intraespecífica fue significativamente mayor ($P < 0,05$) que el de competencia interespecífica (figura 5a). Sin

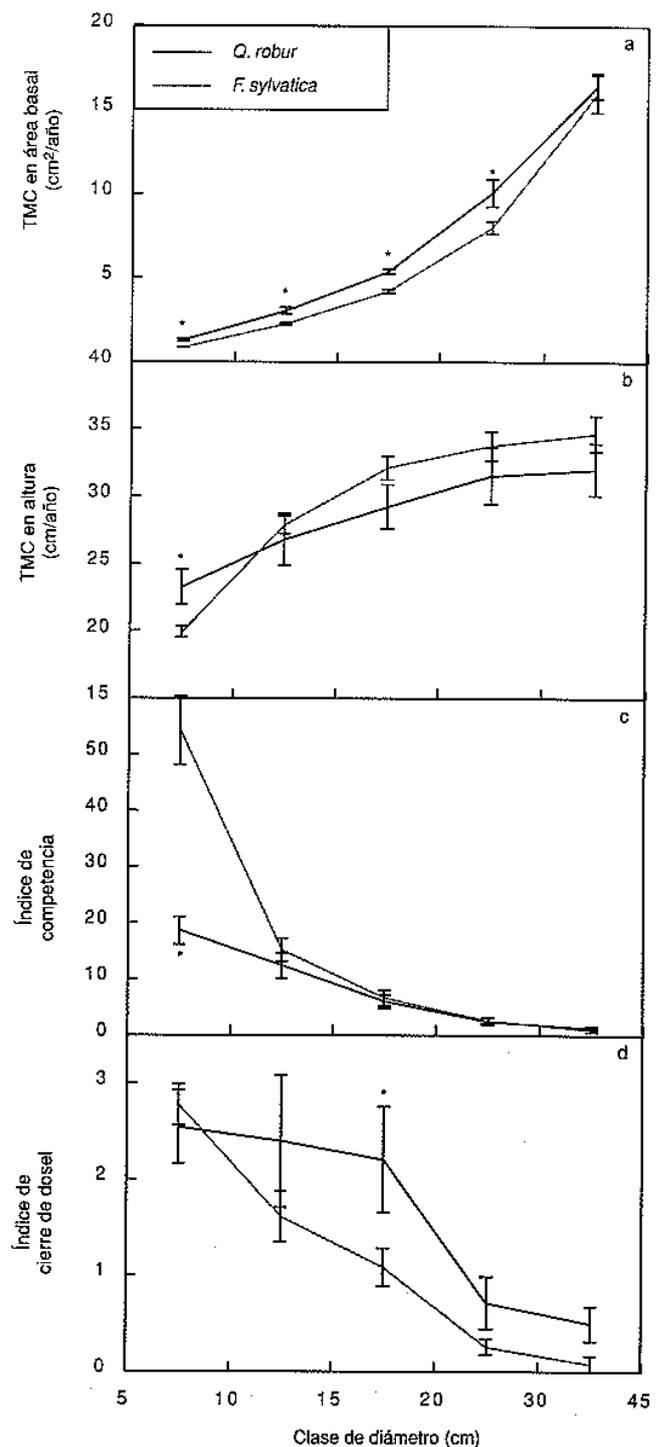


Fig. 4. Valores medios (± 1 ET) de las tasas medias del crecimiento en área basal y en altura y de los índices de competencia y de cierre del dosel, calculados a partir de los individuos vivos de *F. sylvatica* y *Q. robur* pertenecientes a la cohorte más reciente, para distintas clases de diámetro. Se indican con un asterisco los valores medios que difieren significativamente entre especies ($P < 0,05$) según la prueba t para datos no apareados. [Mean (± 1 SE) values of radial and height growth rates, and competition and canopy closure indices, calculated from the live *F. sylvatica* and *Q. robur* trees belonging to the recentmost cohort. Asterisks: mean values significantly ($P < 0.05$) different between species, according to unpaired t tests.]

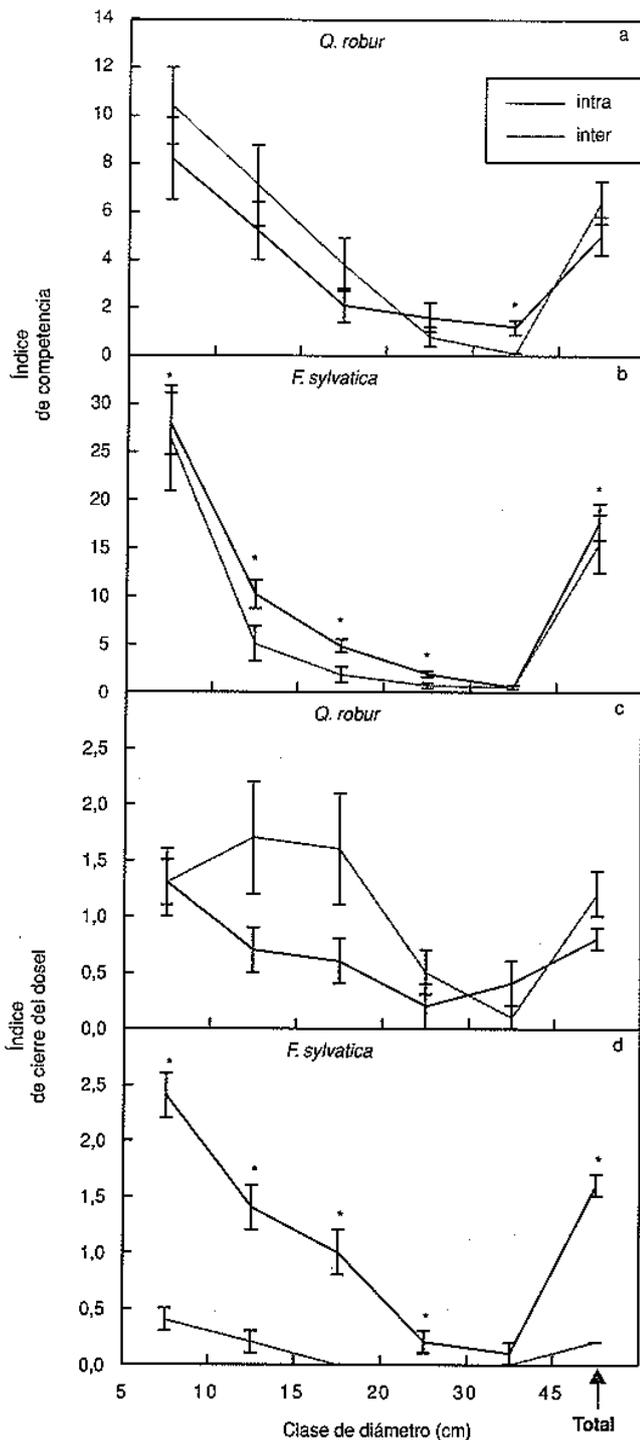


Fig. 5. Valores medios (± 1 ET) de los índices de competencia y de cierre del dosel, calculados a partir de los individuos vivos de *F. sylvatica* y *Q. robur* pertenecientes a la cohorte más reciente, para distintas clases de diámetro. Se indican con un asterisco los valores medios de competencia intra- e interespecífica que difieren significativamente entre especies ($P < 0,05$) según la prueba del rango con signo de Wilcoxon. [Mean (± 1 SE) values of competition and canopy closure indices, calculated from the live *F. sylvatica* and *Q. robur* trees belonging to the recentmost cohort. Asterisks: mean values significantly ($P < 0,05$) different between intra- and interspecific indices, according to Wilcoxon signed-ranks tests.]

embargo, en el caso de los *F. sylvatica* de la cohorte más reciente con dap < 30 cm, así como para la totalidad de los mismos, los índices de competencia intraespecífica fueron significativamente mayores que los de competencia interespecífica (figura 5b), y además los índices de cierre del dosel ejercidos por la misma especie fueron significativamente mayores que para otras especies (figura 5d).

La competencia interespecífica y el sombreado ejercido por árboles del resto de las especies, mostraron una relación inversa significativa con el incremento en área basal de los *Q. robur* pertenecientes a la cohorte más reciente (tabla 3). Esta relación fue en todos los casos no significativa para la competencia intraespecífica, y significativa e inversa para el sombreado ejercido por árboles de la misma especie únicamente en la parcela C1 y para la totalidad de los *Q. robur* (tabla 3). El aumento en área basal de los *F. sylvatica* de la cohorte más reciente durante los últimos 5 años estaba relacionado de forma inversa con la competencia interespecífica en la parcela C1, mientras que en las parcelas C2, C3 y C4 y para la totalidad de los individuos esta relación se encontró con la competencia intraespecífica (tabla 3). La intensidad del sombreado causado por los árboles de la misma especie mostró una relación inversa con el aumento en área basal de los *F. sylvatica* pertenecientes a la cohorte más reciente, existiendo la misma relación en el caso del sombreado ejercido por el resto de las especies, salvo en la parcela C2 (tabla 3).

Patrones espaciales, regeneración y mortalidad

Los árboles pertenecientes a la cohorte más reciente (edad < 98 años), se distribuían predominantemente en agregados para todo el rango de distancias analizado (0-25 m). Las únicas excepciones fueron los *F. sylvatica* de la parcela C2, y los *Q. robur* de las parcelas C1 y C3, los cuales mostraron un patrón aleatorio a gran escala espacial (tabla 4). Sin embargo, los árboles maduros (edad > 140 años) mostraron una distribución aleatoria para todo el rango de distancias analizado, con la única excepción de los *F. sylvatica* de la parcela C4, con patrón en agregados a pequeña escala espacial (tabla 4).

TABLA 3

CORRELACIONES PARCIALES ENTRE EL LOGARITMO DEL INCREMENTO EN ÁREA BASAL EN LOS ÚLTIMOS 5 AÑOS (ΔAB_5), CON LOS LOGARITMOS DE LOS ÍNDICES DE COMPETENCIA Y DE CIERRE DEL DOSEL, PARA LA MISMA Y DISTINTA ESPECIE, DE LOS INDIVIDUOS PERTENECIENTES A LA COHORTE MÁS RECIENTE.

[PARTIAL CORRELATIONS BETWEEN THE LOGARITM OF BASAL AREA INCREMENT IN 5 YEARS (ΔAB_5), AND THE LOGARITMS OF COMPETITION AND CANOPY CLOSURE INDICES, FOR THE SAME AND DIFFERENT SPECIES, OF TREES BELONGING TO THE RECENTMOST COHORT.]

| Especie | Parcela | g.l. | log (IC) | | log (ICD) | |
|---------------------|---------|------|----------|----------|-----------|----------|
| | | | intra | inter | intra | inter |
| <i>Q. robur</i> | C1 | 27 | -0,32 | -0,52** | -0,48** | -0,68*** |
| | C4 | 24 | 0,03 | -0,64*** | -0,35 | -0,50** |
| | Total | 66 | -0,10 | -0,33** | -0,34** | -0,53*** |
| <i>F. sylvatica</i> | C1 | 24 | -0,38 | -0,67*** | -0,40* | -0,67*** |
| | C2 | 66 | -0,29* | -0,06 | -0,48*** | -0,15 |
| | C3 | 64 | -0,26* | 0,09 | -0,43*** | -0,41** |
| | C4 | 80 | -0,39*** | -0,21 | -0,61*** | -0,37** |
| | Total | 243 | -0,38*** | -0,05 | -0,53*** | -0,33*** |

* $P < 0,05$;

** $P < 0,01$;

*** $P < 0,001$.

La disposición espacial de la regeneración de *Q. robur* y de *F. sylvatica* ocurrida durante el siglo XX en las parcelas C3 y C4, se ha visto condicionada en gran medida por la presencia de árboles maduros, con edades superiores a 140 años. Así, los individuos de *Q. robur* con edad inferior a 55 años de la parcela C3 muestran repulsión espacial significativa con los *F. sylvatica* maduros para dis-

tancias de 2 a 10 m, mientras que en la parcela C4 muestran repulsión con los *Q. robur* maduros para distancias de 4 a 10 m, y también repulsión con los *F. sylvatica* maduros para distancias de 2 a 13 m (figuras 6a, 6e y 6f). También los *F. sylvatica* con edades inferiores a 75 años muestran repulsión espacial con los árboles maduros de su misma especie para distancias de 0 a 16 m en la

TABLA 4

PATRONES ESPACIALES PARA LOS *F. SYLVATICA* Y *Q. ROBUR* VIVOS CLASIFICADOS EN DOS CLASES DE EDAD. SE INDICAN LAS DESVIACIONES SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) RESPECTO DEL PATRÓN ALEATORIO DE LA FUNCIÓN EMPÍRICA $L(t)-t$ OBTENIDAS MEDIANTE 100 SIMULACIONES DE MONTECARLO.

[SPATIAL PATTERNS OF THE LIVE *F. SYLVATICA* AND *Q. ROBUR* TREES CLASSIFIED IN TWO AGE CLASSES. THE SIGNIFICANT ($P < 0.05$) DEVIATIONS FROM A RANDOM PATTERN OF THE EMPIRICAL $L(t)-t$ FUNCTION, OBTAINED FROM 100 MONTECARLO SIMULATIONS, ARE SHOWED.]

| Edad | Especie | Parcela | N | Distancia (m) | | | | | | | | | | | | | |
|------------|---------------------|---------|-----|---------------|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|---|
| | | | | 1 | 3 | 5 | 7 | 9 | 11 | 13 | 15 | 17 | 19 | 21 | 23 | 25 | |
| < 98 años | <i>F. sylvatica</i> | C1 | 43 | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | |
| | | C2 | 112 | A | A | A | A | A | A | A | A | A | • | A | A | • | • |
| | | C3 | 116 | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A |
| | | C4 | 106 | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A |
| | <i>Q. robur</i> | C1 | 37 | • | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | • | • | • |
| | | C3 | 14 | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | • | • |
| | | C4 | 32 | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A | A |
| > 140 años | <i>F. sylvatica</i> | C3 | 36 | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | |
| | | C4 | 47 | A | A | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | |
| | <i>Q. robur</i> | C4 | 18 | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | |

A: patrón en agregados [clumped pattern].

•: patrón aleatorio [random pattern].

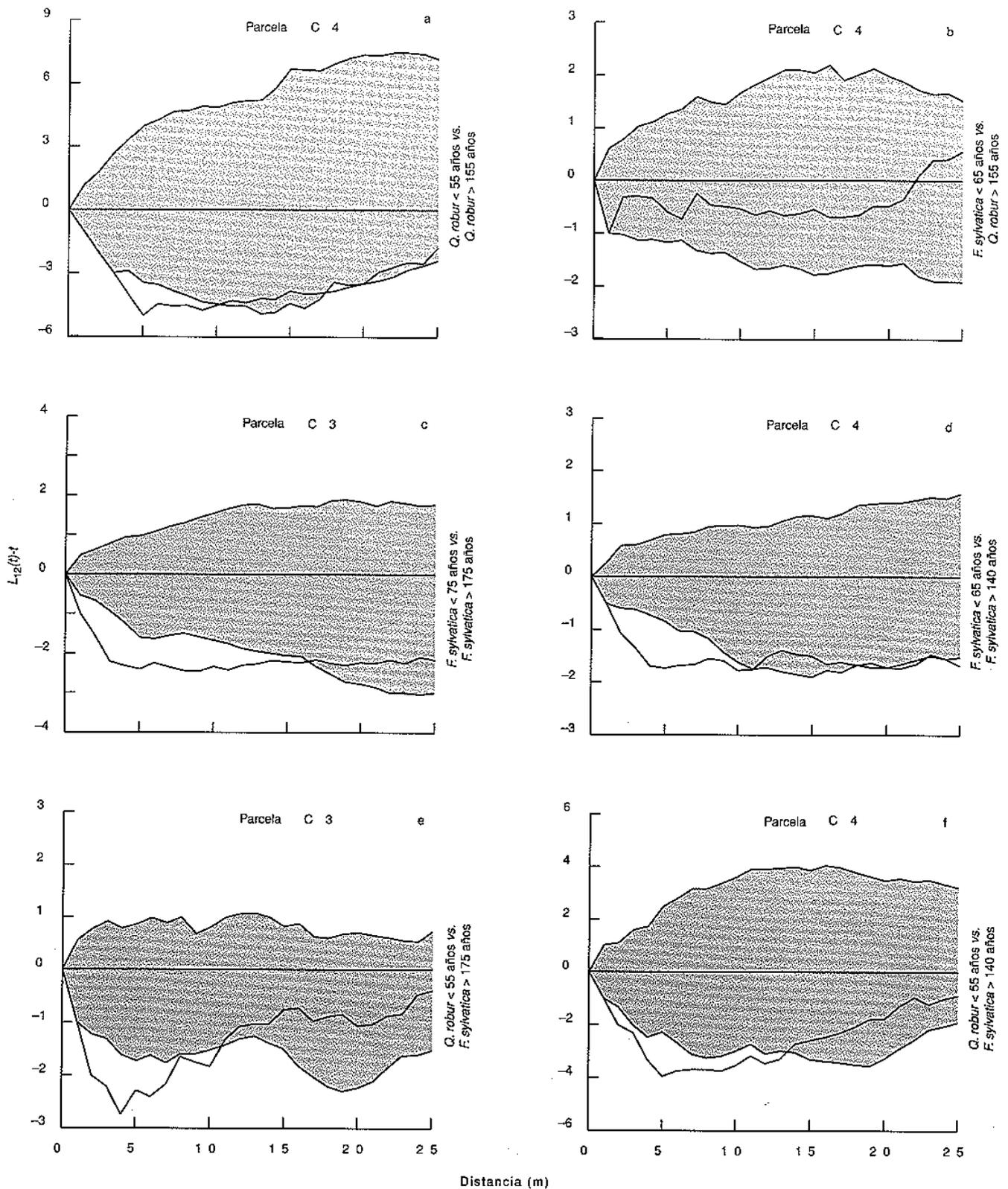


Fig. 6. Interacción espacial entre individuos de diferente cohorte para *Q. robur* y *F. sylvatica* en las parcelas C3 y C4. Se representa la función empírica $L_{12}(t)-t$ para distintos valores de la distancia t , junto con los intervalos de confianza ($P < 0,05$) para la hipótesis de independencia espacial, obtenidos mediante 100 simulaciones de Montecarlo. Valores por debajo del área sombreada: repulsión espacial. [Spatial interaction among the *Q. robur* and *F. sylvatica* trees belonging to different cohort in the C3 and C4 stands. The empirical $L_{12}(t)-t$ function, and the confidence interval ($P < 0.05$) for the spatial independence hypothesis, obtained from 100 Montecarlo simulations, are showed. Values below the shaded area: spatial repulsion.]

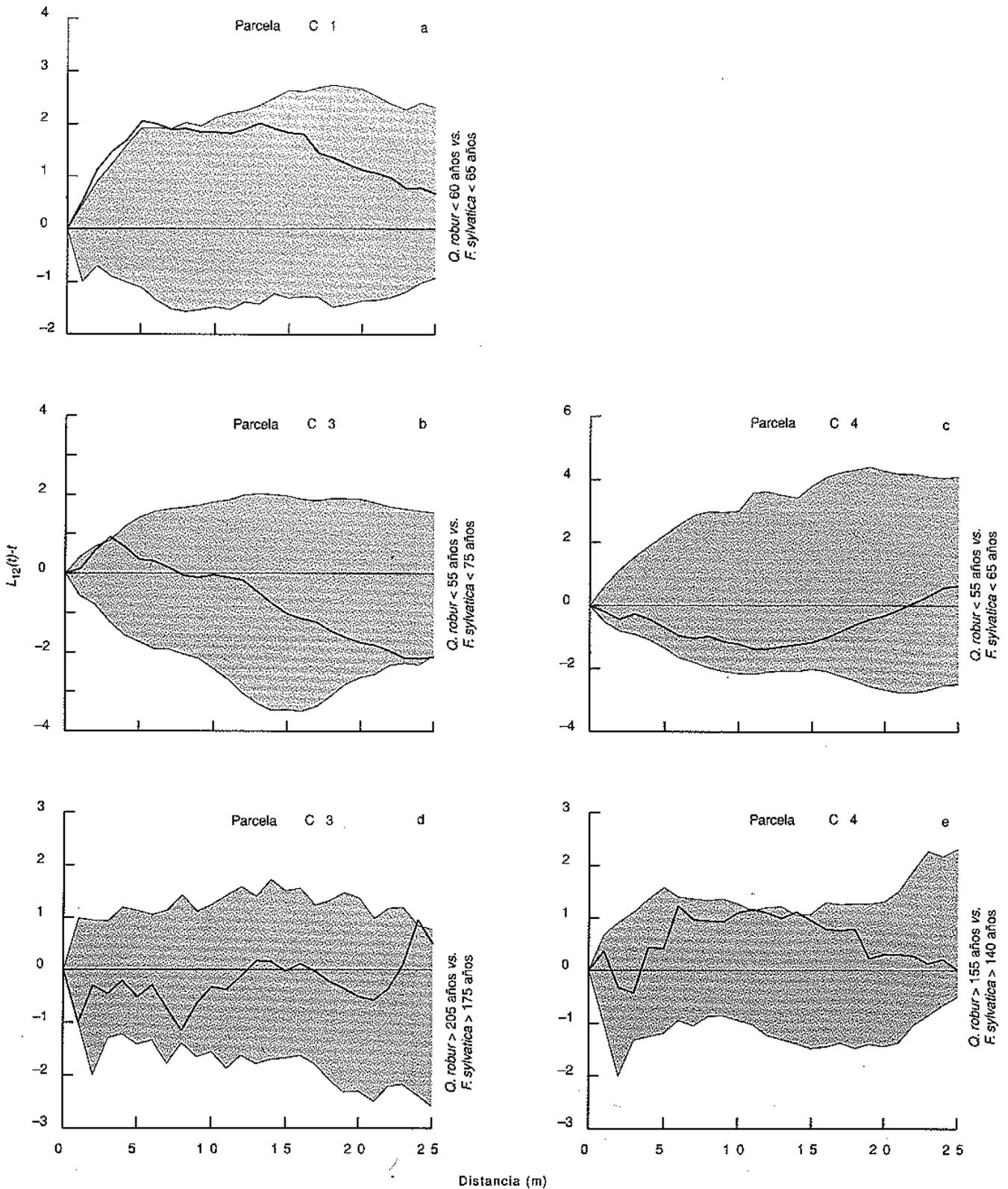


Fig. 7. Interacción espacial entre individuos de la misma cohorte para *Q. robur* y *F. sylvatica* en las parcelas C1, C3 y C4. Se representa la función empírica $L_{12}(t)-t$ para distintos valores de la distancia t , junto con los intervalos de confianza ($P < 0,05$) para la hipótesis de independencia espacial, obtenidos mediante 100 simulaciones de Montecarlo. Valores por encima del área sombreada: atracción espacial. [Spatial interaction among the *Q. robur* and *F. sylvatica* trees belonging to the same cohort in the C1, C3 and C4 stands. The empirical $L_{12}(t)-t$ function, and the confidence interval ($P < 0,05$) for the spatial independence hypothesis, obtained from 100 Montecarlo simulations, are showed. Values above the shaded area: spatial attraction.]

parcela C3, y de 2 a 11 m en la parcela C4, mientras que con los *Q. robur* maduros en la parcela C4 muestran independencia espacial para todas las distancias analizadas, desde 0 hasta 25 m (figuras 6b, 6c y 6d).

La interacción espacial existente entre los individuos de *Q. robur* y de *F. sylvatica* pertenecientes a la cohorte más reciente fue, en la parcela C1, de atracción espacial para distancias de 0 a 6 m y de independencia en el resto de las distancias analizadas (figura 7a). Sin embargo, en las parcelas C3 y C4 los individuos jóvenes de ambas especies fueron espacialmente independientes desde los 0 a los 25 m, salvo para la distancia de 3 m en la parcela C3, en que existió atracción espacial (figuras 7b y 7c). Los árboles maduros de ambas especies (edad > 140 años) presentaron independencia espacial para todo el rango de distancias analizado en las parcelas C3 y C4, salvo puntualmente en la parcela C3 para la distancia de 24 m y para las distancias de 11 y 14 m en la parcela C4, en las cuales se detectó atracción espacial significativa (figuras 7d y 7e).

Fueron analizados los patrones espaciales de la mortalidad, dentro de la cohorte más reciente, en las parcelas C1 y C4 para *Q. robur* y en las parcelas C2 y C3 para *F. sylvatica*, por ser éstas las poblaciones que presentan un número suficiente de árboles muertos. Los *Q. robur* vivos se distribuyeron en agregados tanto en la parcela C1 como en la C4 (tabla 4), y en ninguna de estas dos parcelas la disposición espacial de los *Q. robur* supervivientes difirió de lo esperado bajo mortalidad aleatoria (figuras 8a y 8b). También los *F. sylvatica* vivos se disponían en agregados en las parcelas C2 y C3 (tabla 4). Sin embargo, los *F. sylvatica* vivos difirieron en su patrón espacial respecto de la hipótesis de mortalidad aleatoria. En la parcela C2 se distribuían según un patrón más regular que lo esperado bajo mortalidad aleatoria para las distancias de 0 a 7 m (figura 8c), en tanto que en la parcela C3 la regularidad se presentó para el rango de distancias de 5 a 22 m, no desviándose de los resultados predichos por la hipótesis para el resto de las distancias (figura 8d).

Los patrones espaciales de la mortalidad de los árboles maduros fueron estudiados en las parcelas C3 y C4, las únicas que presentaron un tamaño

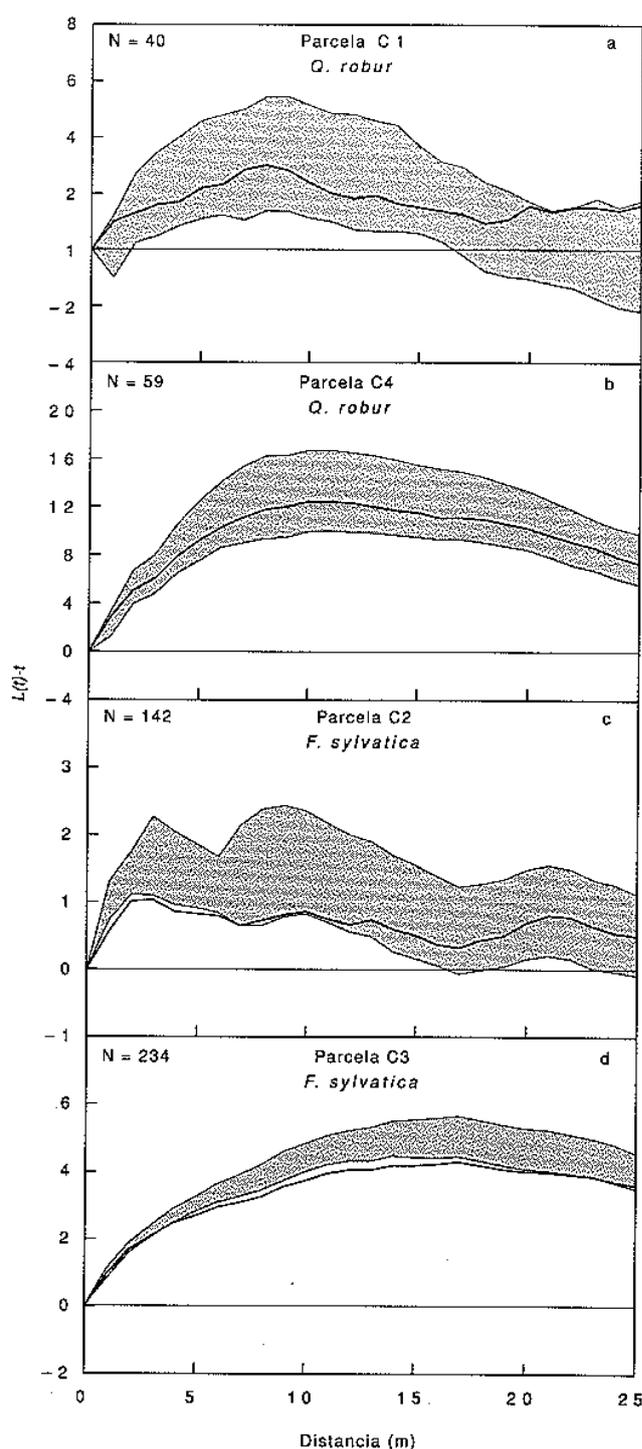


Fig. 8. Análisis espacial de la mortalidad para *Q. robur* y *F. sylvatica* en las parcelas estudiadas en el monte de Cavedes, Cantabria. Se muestra la función empírica $L(t)-t$ para los árboles vivos junto con los intervalos de confianza ($P < 0,05$) para la hipótesis de mortalidad aleatoria. Valores por debajo del área sombreada: patrón regular. [Spatial analysis of *Q. robur* and *F. sylvatica* mortality in four stads at the Cavedes forest, Cantabria. The empirical $L(t)-t$ function of live trees, and the confidence interval ($P < 0,05$) for the random mortality hypothesis, obtained from 100 Monte Carlo simulations, are showed. Values below the shaded area: regular pattern.]

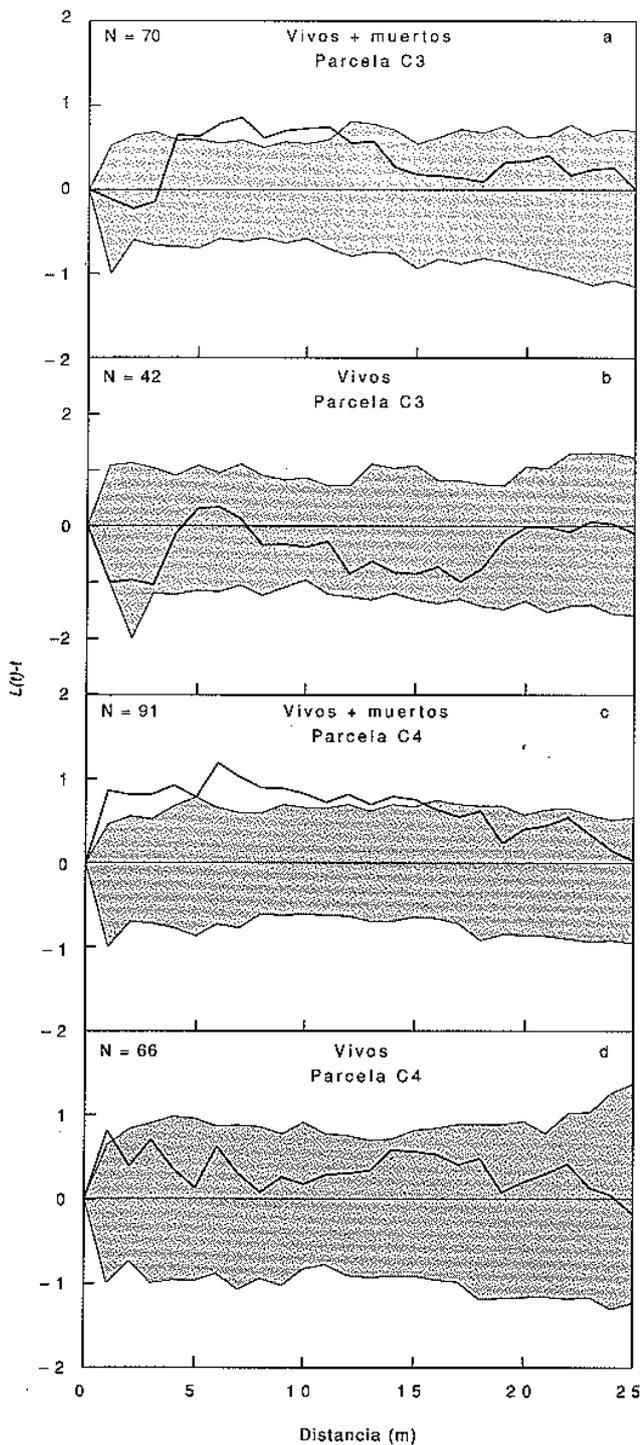


Fig. 9. Patrones espaciales de los árboles maduros vivos (edad > 150 años) + muertos (dap > 25 cm) y sólo vivos, en las parcelas C3 y C4. Se muestra la función empírica $L(t)-t$ junto con los intervalos de confianza ($P < 0,05$) para la hipótesis de distribución aleatoria. Valores por encima del área sombreada: patrón en agregados. [Spatial patterns of mature live (> 150 years old) + dead (> 25 cm in dbh) trees, and live trees only, in the C3 and C4 stands. The empirical $L(t)-t$ function, and the confidence interval ($P < 0,05$) for the spatial randomness hypothesis, obtained from 100 Montecarlo simulations, are showed. Values above the shaded area: clumped pattern.]

de muestra adecuado. En la parcela C3, los árboles maduros vivos + muertos se dispusieron en agregados para las distancias de 4 a 11 m, y según un patrón aleatorio para el resto de distancias (figura 9a), mientras que los árboles vivos maduros de la misma parcela presentaron un patrón aleatorio para todo el rango de distancias estudiado (figura 9b). Los árboles vivos + muertos maduros de la parcela C4 mostraron un patrón en agregados para distancias de 0 a 15 m, aleatorio en el resto (figura 9c). Por otra parte, los árboles maduros supervivientes en la parcela C4 se distribuyeron de forma aleatoria para todo el rango de distancias analizado, salvo puntualmente para la distancia de 1 m, en que se detectó agregación (figura 9d).

Perturbación y tendencias sucesionales

La sucesión autogénica que tendría lugar en el bosque estudiado en ausencia de perturbaciones exógenas fue simulada mediante el programa FORSKA para superficies de 0,1, 0,5 y 1 ha, incluyendo a las especies *Q. robur*, *F. sylvatica*, *P. cordata* y *S. atrocinerea*, las cuales son las más abundantemente representadas en el dosel del bosque de Caviédes. A la escala de 0,1 ha es muy evidente la existencia de una ciclicidad en la dinámica del bosque, en cuanto a la densidad de árboles de las distintas especies (figura 10a). La longitud de los ciclos varía entre 50 y 100 años y afecta a todas las especies consideradas. A pesar de que la tasa de establecimiento considerada fue la misma para todas las especies ($5 \text{ individuos ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), la especie más abundante fue *F. sylvatica*, seguida de *Q. robur*, mientras que *P. cordata* y *S. atrocinerea* mostraron un patrón de variación muy similar. A medida que la superficie considerada aumentó, el patrón cíclico fue atenuándose y, en especial para los períodos más avanzados de la sucesión, las especies *Q. robur*, *P. cordata* y *S. atrocinerea* se vieron representadas de forma más constante, pasando a ser más acusado el predominio de *F. sylvatica* (figuras 10b y 10c).

La identificación de liberaciones en las series de crecimiento procedentes de todos los árboles maduros incluidos en las 1,35 ha de bosque estudiadas, permitió reconocer las perturbaciones más relevantes ocurridas durante los últimos 200 años. Las liberaciones del crecimiento fueron más fre-

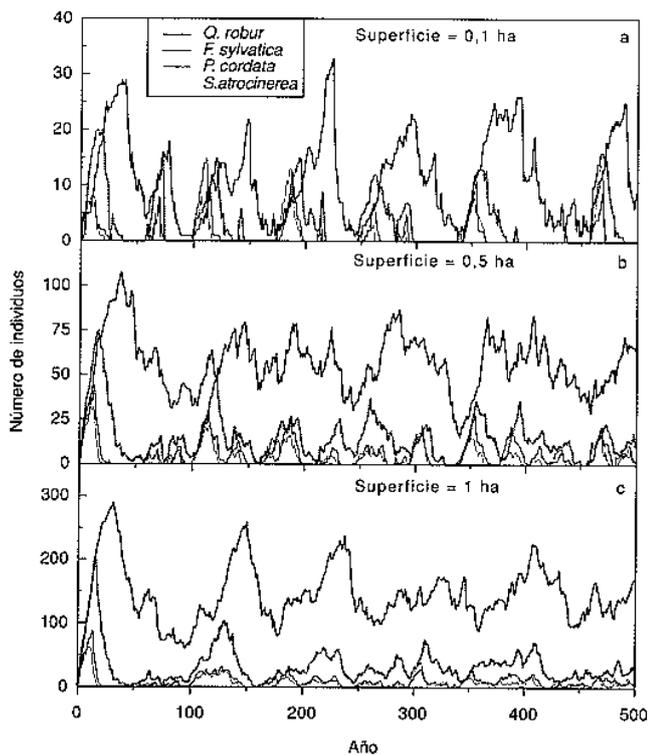


Fig. 10. Simulaciones de la dinámica sucesional autogénica en el bosque de Caviedes, Cantabria, obtenida mediante el programa FORSKA, para superficies de 0,1, 0,5 y 1 ha, comprendiendo un período total de 500 años. [Autogenic succession at the Caviedes forest, Cantabria, simulated by means of the FORSKA model, for the 0.1, 0.5, and 1 ha forest surfaces, during a 500-year period.]

cuentas en los siguientes períodos: 1875-1884, 1925-1934, 1955-1959 y 1975-1979 (figura 11a). Relacionada con el primer período de liberaciones del crecimiento se produjo una disminución del crecimiento radial de los árboles maduros de ambas especies respecto de lo esperado según las cronologías control (figura 11b), mientras que la regeneración de *Q. robur* fue inexistente y muy escasa la de *F. sylvatica* durante este período (únicamente 2 ejemplares supervivientes; figura 11c).

El segundo de los períodos de perturbación, por el contrario, coincidió con un aumento del crecimiento radial de *F. sylvatica* respecto de su cronología control, el cual se mantuvo hasta la actualidad, y con el inicio de la regeneración masiva de esta misma especie. Unos 10-15 años más tarde, coincidiendo con un leve incremento en la frecuencia de liberaciones del crecimiento en 1940-1944, se produjo un pico ascendente en el crecimiento radial de *Q. robur*, el cual volvió a descen-

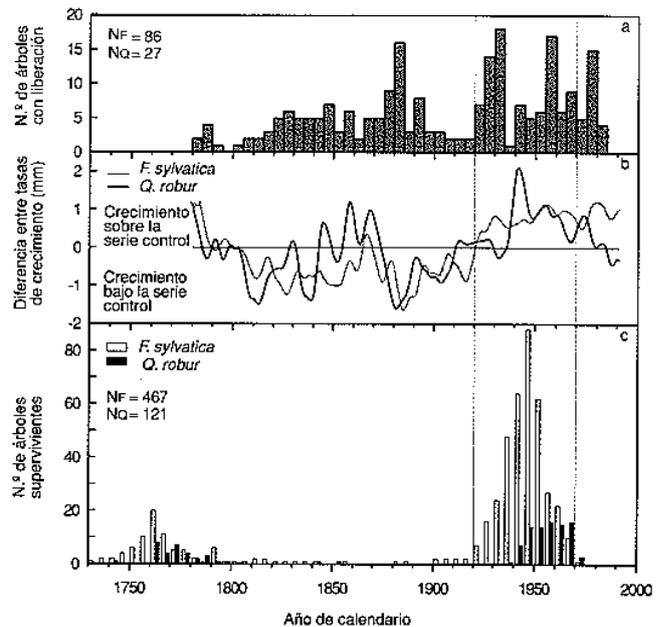


Fig. 11. (a) Número de árboles con liberaciones del crecimiento radial, (b) diferencias entre las tasas de crecimiento de la cronología afectada por perturbaciones y la cronología control, suavizadas mediante un filtro de baja frecuencia de 13 años, y (c) estructuras de edad de *F. sylvatica* y *Q. robur* en las 1,35 ha de bosque estudiadas. Se indican el número de *Fagus* (N_F) y de *Quercus* (N_Q) utilizados para el análisis del crecimiento (a) y para la estimación de la edad (c). [a] Number of trees showing growth releases, b) differences between an affected-by-disturbances chronology and a control chronology, smoothed by means of a 13-years low-pass filter, and (c) *F. sylvatica* and *Q. robur* age structures in 1.35 ha forest surface. The number of *Fagus* (N_F) and *Quercus* (N_Q) trees used for growth analysis (a) and age estimation (c), are showed.]

der años más tarde (figura 11b), y se inició el establecimiento de la nueva cohorte de esta especie (figura 11c). Las liberaciones registradas en los años 1950 y 1970 fueron sincrónicas con sendos ligeros aumentos en el crecimiento radial de *F. sylvatica* respecto de su cronología control. Durante las últimas décadas del registro temporal estudiado, el crecimiento de *F. sylvatica* se mantuvo por encima de los esperado, mientras que el crecimiento de *Q. robur* descendió con ligeras fluctuaciones por debajo del control (figura 11b).

La probabilidad de que cualquier árbol maduro, ya sea *Q. robur* o *F. sylvatica*, sea reemplazado por un *Q. robur* joven es pequeña en todas las parcelas estudiadas, con un valor mínimo de 0% y un máximo de 9% (tabla 5). La probabilidad de que un *F. sylvatica* joven sustituya en el dosel a un *Q. robur* maduro es variable entre parcelas, con un mínimo de 27% en la parcela C1 y un máximo de 81%

TABLA 5

MATRIZ DE TRANSICIÓN QUE MUESTRA LA PROBABILIDAD (%) DE QUE UN *Q. ROBUR* O *F. SYLVATICA* MADURO SEA REEMPLAZADO POR UN SUCESOR DE LA MISMA O DISTINTA ESPECIE. OTRAS ESPECIES INCLUYE *SALIX ATROCINEREA*, *PYRUS CORDATA*, *FRANGULA ALNUS*, *CORYLUS AVELLANA* Y *CRATAEGUS MONOGYNA*.

[TRANSITION MATRIX SHOWING THE PROBABILITY (%) THAT ANY MATURE *Q. ROBUR* OR *F. SYLVATICA* TREE BEING REPLACED BY A SUCCESSOR OF THE SAME OR DIFFERENT SPECIES. OTHER SPECIES INCLUDES *SALIX ATROCINEREA*, *PYRUS CORDATA*, *FRANGULA ALNUS*, *CORYLUS AVELLANA* AND *CRATAEGUS MONOGYNA*.]

| Individuo actual | Parcela | Potencial reemplazamiento por | | | |
|------------------------|---------|-------------------------------|------------------------|------------------------|-------|
| | | <i>Quercus robur</i> | <i>Fagus sylvatica</i> | <i>Ilex aquifolium</i> | Otros |
| <i>Quercus robur</i> | C1 | 5 | 27 | 48 | 20 |
| | C2 | 0 | 35 | 54 | 11 |
| | C3 | 1 | 81 | 14 | 4 |
| | C4 | 9 | 57 | 20 | 13 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | C2 | 0 | 73 | 18 | 9 |
| | C3 | 8 | 72 | 13 | 7 |
| | C4 | 2 | 62 | 30 | 6 |

en la parcela C3, en tanto que la probabilidad de que los ejemplares maduros de *F. sylvatica* se autorreemplacen es consistentemente elevada, con valores de 62 a 73% (tabla 5). La probabilidad de que un *Q. robur* sea sustituido por *Ilex aquifolium* es elevada en las parcelas C1 y C2, de 48 y 54%, respectivamente, y más moderada en las parcelas C3 y C4, con valores respectivos de 14 y 20%. En el caso de *F. sylvatica*, la probabilidad de que un árbol maduro sea reemplazado por *I. aquifolium* varía entre 13% en la parcela C3 hasta 30% en la parcela C4 (tabla 5). Sin embargo, estas probabilidades no deben ser interpretadas como indicativas de un potencial reemplazamiento en el dosel forestal superior de cualquiera de las dos especies dominantes por *I. aquifolium*, sino como indicativas del grado de asociación espacial que existe entre esta especie propia del sotobosque y las especies dominantes integrantes del dosel forestal principal. Finalmente, la probabilidad de que un *Q. robur* maduro sea reemplazado por un individuo de cualquiera de las especies *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata*, *Frangula alnus*, *Corylus avellana* o *Crataegus monogyna* varía entre parcelas, siendo máxima en la parcela C1 con un 20% y mínima en la parcela C3 con 4%. La probabilidad de que un individuo de cualquiera de estas cinco especies sustituya a un *F. sylvatica* maduro es escasa en todas las parcelas, oscilando entre 6% en la parcela C4 y 9% en la parcela C2 (tabla 5).

En el diagrama de transición para la totalidad de la superficie de bosque estudiada se puede observar que *F. sylvatica* es la especie con mayor probabilidad de autosustituirse con un 70%, frente a *Q. robur* que presentó una probabilidad del 7% de autorreemplazamiento (figura 12). Además,

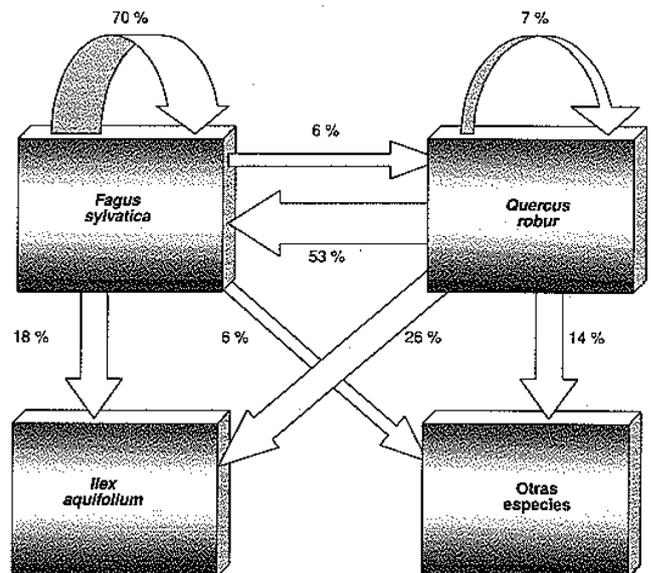


Fig. 12. Diagrama de transición para el bosque de Cavedes, Cantabria, en el que se muestran las distintas especies y la probabilidad porcentual de que un árbol maduro sea reemplazado por otro de la misma o diferente especie. Otras especies como en la tabla 5. [Transition diagram for the Cavedes forest, Cantabria, showing the tree species, and the percentage probability of dominant tree replacement by a successor of the same or different species. Other species as in table 5.]

se observa que la probabilidad de que un *Q. robur* maduro sea sustituido por un *F. sylvatica* joven es del 53% mientras que la probabilidad inversa es tan sólo del 6% (figura 12). Finalmente, es de destacar la moderada probabilidad de sustitución de las especies dominantes por *Ilex aquifolium* (26% en el caso de *Q. robur* y 18% para *F. sylvatica*, indicativas del grado de asociación espacial existente entre la especie del sotobosque *I. aquifolium* y ambas especies dominantes) y la escasa probabilidad de que cualquier individuo de las dos especies dominantes sea sustituido por una de las especies *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata*, *Frangula alnus*, *Corylus avellana* o *Crataegus monogyna* (14% para *Quercus* y 6% para *Fagus*).

DISCUSIÓN

Las poblaciones de *F. sylvatica* y *Q. robur* estudiadas en el bosque de Caviedes presentan una estructura de tamaños balanceada, mostrando un buen ajuste global a un patrón potencial (figura 1). Cuando las poblaciones de estas especies pertenecientes a las diferentes parcelas fueron analizadas por separado, también se obtuvieron ajustes significativos a las funciones potencial, exponencial negativa y de Weibull monotónica descendente (ROZAS 2001). Estos resultados muestran la existencia de poblaciones con una aceptable capacidad de regeneración para ambas especies dominantes, presentando un nutrido grupo de individuos que potencialmente pueden pasar a formar parte del dosel forestal principal (PARKER & PEET 1984). La existencia de mortalidad dependiente de la densidad en las especies dominantes puede ser la causa de que los individuos muertos sean más frecuentes en las clases de tamaño pequeñas de una cohorte. Cuando tiene lugar la mortalidad dependiente de la densidad, ésta suele ser una consecuencia de la competencia asimétrica entre individuos vecinos de diferente tamaño, con clara desventaja de los individuos menores frente a los de mayor tamaño (WEINER 1988).

En cuanto al resto de las especies, podemos observar que, en los casos de *S. atrocinerea* y *P. cordata*, más del 50% de los individuos con dap menor que 20 cm se encuentran muertos (61,9% para *S. atrocinerea* y 56,3% para *P. cordata*). Las distri-

buciones de diámetro de estas dos especies son además unimodales (figura 1), con escasez de individuos de pequeño diámetro, lo cual indica que se trata de especies cuyas poblaciones se establecieron en un momento determinado, posiblemente tras las perturbaciones más importantes ocurridas durante las últimas décadas, y en la actualidad no existe reclutamiento de nuevos individuos (DUNCAN 1993). Por otra parte, las estructuras de tamaño de *F. alnus* y de *I. aquifolium* presentan una forma descendente, con gran abundancia de individuos de pequeño tamaño, lo cual indica que la regeneración de estas especies se mantiene en la actualidad. Los porcentajes de mortalidad de estas dos especies, un 31,3% para *F. alnus* y un 2,3% para *I. aquifolium*, están de acuerdo con su carácter intolerante y tolerante a la sombra, respectivamente. *F. alnus* es una especie pionera que nunca alcanza grandes tamaños ni edades prolongadas, por lo que es capaz de desarrollar todo su ciclo vital en huecos pequeños del dosel de escasa duración. *I. aquifolium*, sin embargo, es una especie propia del sotobosque, por lo que puede desarrollar todo su ciclo vital bajo un dosel forestal, además de poseer la capacidad de autoreemplazarse y expandirse mediante crecimiento vegetativo (KOOP & HILGEN 1987). Ambas especies, por lo tanto, son capaces de perpetuar sus poblaciones aún en períodos de gran estabilidad en el dosel forestal.

Las regresiones edad-diámetro fueron significativas en todos los casos estudiados. Sin embargo, estas relaciones no tienen una base biológica, ya que las estructuras de edad en las cuatro parcelas estudiadas, tanto de *F. sylvatica* como de *Q. robur*, indican la existencia de dos cohortes principales separadas en el tiempo (ROZAS 2001). Este hecho exagera notablemente la correlación entre el diámetro y la edad para las poblaciones consideradas de forma global (STEWART 1986; TAYLOR *et al.* 1996). En realidad, cada una de las cohortes presenta una relación edad-diámetro particular, la cual es indicativa del proceso de regeneración y de la variabilidad de las tasas de crecimiento dentro de la cohorte. Por ejemplo, los *F. sylvatica* con unos 50 años de edad de las parcelas C1 y C2 presentan un rango de diámetros de entre 5 y 40 cm, mientras que en las parcelas

C3 y C4 su tamaño varía entre 5 y 22 cm, debido a una menor diversificación de las tasas de crecimiento. En los diagramas edad-diámetro es así mismo evidente la forma en que se ha producido la diversificación de las tasas de crecimiento. Los árboles establecidos al inicio de cada cohorte muestran una notable variabilidad de diámetros, lo cual indica una mayor diversificación de las tasas de crecimiento. Sin embargo, para individuos establecidos más tarde, la variabilidad de tamaños es cada vez más reducida, pues su crecimiento está limitado por la existencia de árboles previamente establecidos. Este fenómeno produce una forma característica en los diagramas edad-diámetro, en triángulo rectángulo invertido para cada cohorte (figura 2).

En relación a los patrones de regeneración, *F. sylvatica* es capaz de establecerse en las proximidades de individuos maduros, especialmente de *Q. robur*, mientras que el establecimiento de *Q. robur* no tiene lugar junto a árboles maduros. De hecho, los *Q. robur* de la cohorte más reciente muestran repulsión espacial con todos los árboles maduros para distancias de al menos 10 m, mientras que los *F. sylvatica* de la cohorte más reciente únicamente muestran repulsión con las hayas maduras, siendo su distribución espacial independiente de los robles maduros (figura 6). Este resultado, puesto de manifiesto anteriormente (ROZAS 2001), es indicativo de la necesidad de espacios abiertos o de claros en el dosel forestal para que se produzca la regeneración de *Q. robur*, mientras que el único requisito para que tenga lugar el establecimiento de nuevos individuos de *F. sylvatica* es la ausencia de un dosel formado por árboles maduros de su propia especie.

La evidencia de que el establecimiento de jóvenes hayas se puede producir en espacios abiertos no es contradictoria con su carácter de especie tolerante a la sombra, ya que las semillas de esta especie son capaces de germinar bajo un dosel de árboles de su propia especie. De hecho, en un bosque de *F. sylvatica*, las plántulas de 2 años de edad de esta especie son significativamente más abundantes bajo el dosel que en los claros o bordes de claros, pasando a ser más abundantes en los claros y bordes de claros que bajo el dosel cuando alcanzan los 4 años de edad (PELTIER *et al.* 1997).

Es decir, la segregación espacial existente entre hayas jóvenes y maduras no tiene su origen en la fase inicial del establecimiento, en el momento en que se produce la germinación, sino que es una consecuencia de la supervivencia diferencial de las plántulas durante sus primeros años de vida, siendo menor entre las plántulas establecidas bajo un dosel de hayas maduras. Un comportamiento idéntico al de *F. sylvatica* muestran otras especies tolerantes a la sombra, como es el caso de las coníferas *Prumnopitys ferruginea* de Nueva Zelanda o *Abies lasiocarpa* de Norte América, las cuales pueden establecerse bajo un dosel formado por otras especies arbóreas, mientras que su regeneración no se produce bajo individuos maduros de su misma especie (LUSK & OGDEN 1992; BUSING 1996).

Respecto al crecimiento y la supervivencia de los individuos de la cohorte más reciente en relación con la competencia, *F. sylvatica* puede sobrevivir a un índice de competencia del orden de 5,5 veces superior al máximo capaz de soportar cualquier individuo de *Q. robur*. Aunque para ambas especies la intensidad de la competencia que soporta un individuo disminuye con su tamaño, las hayas con diámetro inferior a 10 cm soportan una competencia significativamente más intensa que los robles del mismo tamaño, lo cual es indicativo de que pueden sobrevivir a condiciones mucho más restrictivas desde el punto de vista de la competencia (figura 4). En cuanto a la naturaleza de la competencia es evidente que, para todos los individuos con diámetro inferior a 30 cm, las intensidades de competencia intra- o interespecífica que soportan los *Q. robur* no se diferencian significativamente, mientras que para *F. sylvatica* la intensidad de la competencia intraespecífica es significativamente mayor que la intensidad de la competencia interespecífica (figura 5).

Los resultados obtenidos para *Q. robur* indican la existencia de una competencia intraespecífica poco importante en el seno de las poblaciones estudiadas. La independencia de los procesos de crecimiento radial y de mortalidad de *Q. robur* con respecto a la competencia intraespecífica queda de manifiesto a partir de dos evidencias empíricas: 1) El aumento en área basal experimentado por los individuos de la cohorte más joven es inde-

pendiente del índice de competencia intraespecífica, pero está significativamente relacionado de forma inversa con el índice de competencia interespecífica (tabla 3). 2) Los análisis espaciales de la mortalidad de *Q. robur* en las parcelas C1 y C4 indican que para ninguna de las distancias analizadas los patrones espaciales de los individuos supervivientes se desvían de los patrones esperados si la mortalidad se produjese de forma aleatoria (figura 8). Este resultado es indicativo de una nula influencia de la competencia intraespecífica sobre la mortalidad de la especie *Q. robur* en ambas parcelas (KENKEL 1988).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo indican también que tanto el crecimiento radial como la mortalidad de *F. sylvatica* están condicionados fundamentalmente por la competencia intraespecífica. La única excepción parece ser la población de la parcela C1, con ausencia de mortalidad (tabla 2) y un crecimiento radial significativamente relacionado de forma inversa con el índice de competencia interespecífica (tabla 3). Una explicación lógica a esta excepción puede ser que en la parcela C1 la importancia de la población de *F. sylvatica* es escasa en comparación con el resto de las parcelas (ROZAS 2001) por lo que el crecimiento radial estaría condicionado por la competencia con otras especies en vez de con individuos de la misma especie. Además, en las parcelas C3 y C4 las poblaciones de ambas especies de árboles dominantes son espacialmente independientes (figura 7), mientras que en las parcelas C1 existe atracción espacial entre los árboles de la cohorte más reciente (figura 7a), lo cual acentúa la intensidad de la competencia interespecífica (DUNCAN 1991). Sin embargo, es la competencia intraespecífica la que condiciona la dinámica del resto de las poblaciones de *F. sylvatica*, en las cuales ésta es la especie con mayor importancia.

Dos evidencias muestran claramente que la competencia intraespecífica es intensa en las poblaciones de *F. sylvatica* y que condiciona el crecimiento y mortalidad de esta especie: 1) El incremento en área basal de *F. sylvatica* está significativamente relacionado, en sentido opuesto, con el índice de competencia intraespecífica mientras que es independiente del índice de competencia interespe-

cífica (tabla 3). Esta evidencia ha sido puesta de manifiesto para otras especies, y se ha atribuido a una influencia positiva de una especie sobre el crecimiento radial de otra y/o a la repulsión espacial existente entre dos especies, razones ambas que disminuyen el efecto negativo de la competencia interespecífica sobre el crecimiento radial (BIONDI *et al.* 1992). 2) Los análisis espaciales de la mortalidad de *F. sylvatica* efectuados en las parcelas C2 y C3, reflejan la existencia de un patrón de los individuos supervivientes más regular que lo esperado bajo mortalidad aleatoria. Estos resultados son indicativos de que en ambos casos la competencia intraespecífica, entre individuos de la misma cohorte, tiene un efecto significativo sobre la mortalidad de esta especie (KENKEL 1988; DUNCAN 1991).

La gran concordancia que existe entre los patrones espaciales en agregados por edades obtenidos en este trabajo, con los obtenidos previamente por tamaños (ROZAS & FERNÁNDEZ PRIETO, 1998, 2000), indica que los patrones de regeneración de *Q. robur* y de *F. sylvatica* permiten explicar los patrones de agregación de los árboles de menor tamaño. El patrón predominante en agregados que presentan los individuos de pequeño tamaño y poca edad, puede encontrarse en dos situaciones diferentes (HE *et al.* 1997): 1) en un ambiente heterogéneo en el cual las semillas se han dispersado al azar pero en el que la probabilidad de establecimiento de las mismas varía espacialmente, y 2) en un ambiente homogéneo en que ciertas especies presentan reproducción vegetativa o semillas dispersadas a corta distancia. La evidencia de que ambas especies muestran un patrón de regeneración en *parches de recurso excluyendo a los adultos* (ROZAS 2001), y la clara repulsión espacial existente entre los individuos jóvenes y los maduros, tanto de *F. sylvatica* como de *Q. robur* (figura 6), apoyan la primera de estas dos situaciones. Algunas especies del género *Fagus* brotan vigorosamente a partir de las raíces o de la base del tronco de los individuos maduros (OHKUBO 1992). Sin embargo, este tipo de reproducción vegetativa se caracteriza por una atracción espacial significativa entre vástagos de distinto tamaño y/o edad (SZWAGRZYK & CZERWCZAK 1993), atracción espacial que es especialmente intensa

entre individuos pertenecientes a las clases de tamaño más grandes y más pequeñas. Puesto que los resultados obtenidos en los análisis espaciales bivariantes indican una repulsión significativa a nivel local entre individuos de diferente edad, podemos concluir que la regeneración tanto de *F. sylvatica* como de *Q. robur*, en el bosque estudiado, tiene lugar por semilla y la reproducción vegetativa, si es que existe, tiene una importancia secundaria.

La evidencia aquí obtenida de un patrón aleatorio en la clase de diámetro mayor, es consistente con los resultados puestos de manifiesto en otros trabajos (VEBLEN *et al.* 1980; NAKASHIZUKA & NUMATA 1982; DUNCAN 1993; AKASHI 1996; TAYLOR *et al.* 1996). Aunque los análisis del patrón espacial en algunas de las publicaciones anteriormente citadas se han realizado por medio de métodos distintos a la función *K* de Ripley (índice de Morisita y método de Iwao), todos sus resultados sugieren que el patrón espacial mayoritario para los árboles dominantes en bosques maduros es el aleatorio o muy próximo al mismo. A pesar de que existen ejemplos en los cuales la tendencia de los árboles dominantes en un bosque es hacia una distribución espacial regular (WARD *et al.* 1996), se ha puesto de manifiesto que en general esta tendencia es escasamente representativa (SZWAGRZYK & CZEWCZAK 1993). Según modelos de la formación del patrón espacial en poblaciones de plantas, el patrón aleatorio es un resultado normal de la transformación de un patrón inicial en agregados, causado por competencia entre plantas vecinas (LEPS & KINDLMANN 1987). Sin embargo, la mortalidad dependiente de la densidad por sí sola parece insuficiente para explicar el patrón aleatorio de los árboles maduros en las parcelas C3 y C4, ya que 1) los árboles maduros vivos + muertos presentan una agregación significativa a pequeña escala espacial (figura 9), y 2) la disposición espacial de los maduros es independiente (figuras 7d y 7e), lo cual indica que la competencia interespecífica es poco intensa al nivel del dosel principal.

Es necesaria la participación de la mortalidad independiente de la densidad entre los árboles del dosel principal para explicar la aparición de un patrón espacial aleatorio a este nivel. La mortalidad inde-

pendiente de la densidad puede ser identificada entre los árboles dominantes en el dosel forestal principal del bosque de Caviedes. En situaciones en que la dinámica de las poblaciones de árboles se encuentra condicionada en gran medida por la variabilidad climática, la mortalidad de los árboles maduros puede estar asociada a períodos de condiciones climáticas determinadas, como temperaturas elevadas y/o escasez de precipitaciones (SZEICZ & MACDONALD 1995; VILLALBA & VEBLEN 1998). En el bosque estudiado, los árboles maduros muertos han sido identificados, en orden descendente de importancia, en forma de tocones, individuos desarraigados, árboles muertos en pie e individuos quebrados a cierta altura del tronco. Por tanto, parece ser que la tala, el viento y la senectud han sido los principales factores causantes de la mortalidad de los árboles maduros en esta localidad, tanto de *F. sylvatica* como de *Q. robur*. De esta forma, el componente aleatorio aportado por estos tres factores elimina los restos de agregación en los patrones espaciales de los árboles dominantes en el dosel forestal, ocasionando un patrón aleatorio en los individuos supervivientes (tabla 4 y figura 9).

En cuanto a las tendencias sucesionales que muestra el bosque de Caviedes, parece evidente que a lo largo del último siglo tanto la densidad como el área basal de *F. sylvatica* han aumentado considerablemente en comparación con los mismos parámetros para *Q. robur* (tabla 2 y figura 3). Esta evidencia empírica es consistente con la trayectoria de la sucesión autogénica obtenida mediante el modelo FORSKA. La comunidad real muestra una relación «número de *F. sylvatica* / número de *Q. robur*» de 5,3, mientras que las simulaciones para 1 ha de bosque muestran que esta relación sería de 4,5 unos 270 años tras iniciarse la sucesión, y de 5,7 tras 500 años de sucesión. Es decir, la relación real entre las densidades de árboles dominantes es similar a la relación predicha por los modelos de sucesión autogénica y, por lo tanto, es consistente con lo esperado cuando coexisten estas especies de árboles. Pero los patrones reales de regeneración y crecimiento son consecuencia, no sólo de las tendencias autogénicas, sino también de la secuencia de perturbaciones acontecida en la historia reciente de este bosque.

Durante el período que se extiende entre los años 1780 y 1874, las liberaciones del crecimiento registradas son bastante escasas, con un valor máximo de 7 muestras con liberación en una sola ocasión. Este patrón es indicativo de que durante este período tuvo lugar una serie de perturbaciones esporádicas y de poca repercusión, como puede ser la desaparición de uno o unos pocos árboles del dosel (LUSK & OGDEN 1992). Durante este intervalo temporal, el crecimiento radial de *F. sylvatica* fue menor que lo esperado y el de *Q. robur* fue alternativamente menor y mayor que el control, encontrándose un muy pequeño número de hayas y robles supervivientes de entre los establecidos durante este período (figura 11).

En los años transcurridos entre 1875 y 1884 hay un aumento en la frecuencia de liberaciones del crecimiento, indicativo de un incremento en el número o la intensidad de las perturbaciones. Durante este período y las décadas posteriores, el establecimiento de nuevos individuos fue muy escaso o inexistente y además el crecimiento de ambas especies de árboles dominantes se mantiene por debajo de lo esperado. Entre los años 1920 y 1934 tiene lugar el más importante de los episodios de liberación del crecimiento (figura 11), indicativo de un incremento de la mortalidad entre los individuos del dosel forestal principal (LORIMER 1980; GLITZENSTEIN *et al.* 1986). El comienzo del establecimiento masivo de la cohorte más reciente de *F. sylvatica*, así como el aumento del crecimiento de los árboles maduros de esta especie por encima de la serie control, tienen lugar en esta fecha. Sin embargo, el establecimiento de *Q. robur* y el crecimiento de los árboles maduros de esta especie por encima de lo esperado comienzan 20 años más tarde, en torno al año 1940, coincidiendo con el comienzo de un período de ligero aumento en la frecuencia de liberaciones del crecimiento (figura 11).

Diversos estudios que emplean técnicas dendroecológicas para la reconstrucción del régimen de perturbación en bosques densos, muestran que la regeneración de especies intolerantes a la sombra, como diversas especies de los géneros *Pinus* o *Quercus*, coincide con episodios de incremento en la frecuencia de liberaciones del crecimiento de los árboles maduros (GLITZENSTEIN *et al.* 1986;

MIKAN *et al.* 1994; ABRAMS *et al.* 1995). En este estudio se obtuvo que la regeneración de *Q. robur* coincide con un período poco importante de liberaciones que se produce tras un importante episodio de perturbación. Como hipótesis derivada de estos resultados podemos plantear que durante el período 1920-1934 se produjo la apertura de nuevos claros que facilitaron el establecimiento de *F. sylvatica* y un aumento en el crecimiento de los árboles maduros de esta especie, pero que no tenían las características (posiblemente el tamaño) adecuadas para el establecimiento de *Q. robur*. Durante el período 1940-1969 se produjeron perturbaciones no tan importantes pero que probablemente aumentaron el tamaño de los claros anteriormente formados, posibilitando el establecimiento de *Q. robur* y el aumento del crecimiento radial en los individuos maduros de esta especie. El hecho de que diversos árboles maduros presentaron liberaciones del crecimiento en ambos períodos (ROZAS 1999) apoya la hipótesis de que las perturbaciones que originaron liberaciones del crecimiento durante los años 1940-1969 sirvieron para aumentar el tamaño de los claros formados durante los años 1920-1934.

Esta hipótesis relativa a la relación existente entre los patrones de crecimiento radial y la regeneración de *Q. robur* y de *F. sylvatica* en el bosque de Caviades, es coherente con los resultados obtenidos en otros estudios donde distintas especies de árboles, las cuales presentan diferente grado de tolerancia a la sombra, coexisten gracias a un régimen de perturbación que produce claros de diferente tamaño. Así pues, en bosques de la isla sur de Nueva Zelanda, la coexistencia de las especies *Nothofagus fusca* y *N. menziesii*, poco tolerante y muy tolerante a la sombra respectivamente, se puede explicar por la mayor importancia que alcanza el establecimiento de nuevos individuos de la primera especie en claros de tamaño grande mientras que la segunda presenta regeneración predominante en pequeños claros y bajo el dosel forestal (STEWART & ROSE 1990). En otro ejemplo, el tamaño y la edad de los claros formados en un bosque caducifolio de Norte América permiten la coexistencia de cuatro especies que presentan diferentes características del ciclo de vida: *Acer saccharum* se establece sobre todo en claros

pequeños, la regeneración de *Fagus grandifolia* se produce en claros viejos de cualquier tamaño, los *Fraxinus americana* jóvenes se encuentran en grandes claros de escasa edad y *Liriodendron tulipifera* se establece preferentemente en claros grandes de cualquier edad (RUNKLE 1990). Al igual que en estos ejemplos, la coexistencia de *F. sylvatica* y de *Q. robur* tendría lugar si el régimen de perturbación que se produjese en el futuro en el bosque de Caviades implicase la apertura de claros de distintos tamaños, siendo necesaria la aparición de grandes claros para que la regeneración de *Q. robur* se llevase a cabo.

Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo indican que el bosque estudiado presenta una tendencia hacia el predominio de *F. sylvatica* en el dosel forestal principal, como especie con mayor probabilidad de autoperpetuarse en esta situación. Las estructuras de edad de los árboles supervivientes indican que la relación de abundancia de *F. sylvatica* a *Q. robur* de los árboles establecidos antes del año 1900 es de 2,7 (73% de haya frente al 27% de roble), siendo esta relación de 4,3 para los árboles establecidos posteriormente al año 1900 (81% de haya frente al 19% de roble). Se ha producido, por tanto, un aumento neto en la proporción de *F. sylvatica* con respecto a *Q. robur* en la cohorte más reciente, en relación a los individuos anteriormente establecidos. Este aumento de abundancia de *F. sylvatica* con respecto a *Q. robur* en la cohorte más joven puede ser el resultado de dos causas: 1) la regeneración de *F. sylvatica* durante los últimos 98 años ha sido notablemente más abundante que la regeneración de *Q. robur* durante el mismo período, y 2) la proporción de individuos muertos es notablemente mayor en el caso de *Q. robur* (42% para los individuos con dap < 20 cm y 31% para los que tienen dap ≥ 20 cm) que en el de *F. sylvatica* (7% para los individuos con dap < 20 cm y 2% para los que tienen dap ≥ 20 cm). Se puede afirmar que, entre los árboles con dap < 20 cm, la probabilidad de que un individuo cualquiera de *F. sylvatica* muera es del orden de 5,6 veces inferior a la probabilidad de que muera un individuo cualquiera de *Q. robur*.

Además de las diferencias en las tasas de reclutamiento y de mortalidad de ambas especies domi-

nantes, se observa que la probabilidad promedio de sustitución de los árboles maduros de ambas especies dominantes se encuentra sesgada hacia el reemplazamiento por *F. sylvatica* que por cualquiera de las demás especies. Sin embargo, la probabilidad de sustitución de un árbol dominante cualquiera por un *Q. robur* es la menor de entre todas las especies (figura 12). La tendencia de sustitución de *Q. robur* por *F. sylvatica* obtenida empíricamente, ha sido observada en los diagramas polínicos obtenidos a partir de turberas del norte de España. La expansión de *F. sylvatica* en el norte de la Península Ibérica comenzó hace unos 4.500 años en los Pirineos y cesó hacia 1.500 años atrás, en su límite occidental de distribución en la Cordillera Cantábrica (PEÑALBA 1994). Durante el período previo a que *F. sylvatica* creciese en los bosques cantábricos, éstos estaban constituidos sobre todo por especies intolerantes o semitolerantes a la sombra, como *Pinus sylvestris*, *Quercus* sp. caducifolios, *Betula* sp., *Corylus avellana*, *Salix* sp. y *Alnus glutinosa*.

Cuando el polen de *F. sylvatica* comienza a registrarse en los perfiles polínicos, la proporción de polen de todas estas especies disminuye considerablemente, llegando algunas de ellas, como *P. sylvestris*, *Betula* sp. o *Salix* sp., a desaparecer temporal o permanentemente (PEÑALBA 1994). Sin embargo, se observa la coexistencia de pequeños niveles de polen de *Quercus* caducifolios, de *C. avellana* y de *A. glutinosa* junto con *F. sylvatica* desde el momento en que esta especie hizo su aparición. Por lo tanto, la coexistencia estable a largo plazo de una abundante población de *F. sylvatica* junto con poblaciones más escasas de *Q. robur* y otras especies semitolerantes o intolerantes a la sombra es posible, como ha revelado la simulación de la sucesión autogénica de este bosque (figura 10c). Sin embargo, los registros polínicos no informan sobre cuál es la composición real de los bosques. Puede que el polen de estas especies anemófilas proceda de dos tipos de comunidades forestales diferentes. Por un lado, un bosque fundamentalmente formado por *F. sylvatica* que cubriese la mayor parte del territorio y por otro lado, un bosque mixto de *Quercus* y *C. avellana* restringido a situaciones particulares, que

cubriese superficies no tan extensas. Por lo tanto, la conclusión de coexistencia estable a partir de los registros polínicos como única evidencia no es válida en sentido estricto.

CONCLUSIONES

En el bosque de Caviedes coexisten dos especies de árboles dominantes, *Q. robur* y *F. sylvatica*, intolerante y tolerante a la sombra respectivamente, junto con *I. aquifolium*, tolerante a la sombra y propia del sotobosque, y otras especies intolerantes o semitolerantes de carácter pionero (*S. atrocinerea*, *P. cordata*, *F. alnus*). Ambas especies dominantes muestran poblaciones balanceadas indicativas de su capacidad de perpetuación en el tiempo. Sin embargo, las tendencias recientes (últimos 100 años) en la regeneración, el crecimiento y la mortalidad de las poblaciones estudiadas indican un notable aumento en la importancia de *F. sylvatica* respecto a *Q. robur*, tanto en densidad de individuos como en área basal.

Los patrones espaciales en agregados para los individuos jóvenes y aleatorio para los árboles maduros coinciden con los resultados obtenidos en otros trabajos. La disposición espacial de los árboles jóvenes es una consecuencia de patrones de regeneración en parches de recurso excluyendo a los adultos. Sin embargo, la mortalidad dependiente de la densidad por sí sola no explica la existencia de un patrón aleatorio en los árboles maduros. Éste es consecuencia de la mortalidad independiente de la densidad, la cual transforma el patrón de los árboles maduros, desde una disposición en agregados hasta un patrón aleatorio.

Tanto los patrones de crecimiento como las estimaciones de la intensidad de la competencia son consistentes con los respectivos caracteres de intolerante y tolerante a la sombra de *Q. robur* y *F. sylvatica*. *Q. robur* se caracteriza por presentar elevadas tasas de crecimiento radial y por estar sometido a bajas intensidades de competencia. La regeneración de esta especie se produjo de forma segregada respecto de los árboles maduros, indicando un patrón de establecimiento en claros del dosel. Además, tanto el crecimiento radial como

la mortalidad de *Q. robur* fueron independientes de la competencia intraespecífica. Sin embargo, los *F. sylvatica* de pequeño tamaño están sometidos a una intensa competencia, lo cual es indicativo de la existencia de individuos suprimidos bajo el dosel. La regeneración de *F. sylvatica* presentó segregación espacial sólo respecto a los árboles maduros de su propia especie, y su crecimiento y mortalidad están condicionados por la competencia intraespecífica.

La independencia espacial existente entre *F. sylvatica* y *Q. robur* en las parcelas de bosque maduro, implica una cierta diferenciación en el nicho de ambas especies, lo cual ha facilitado su coexistencia. Las tendencias en la regeneración y la mortalidad de las dos especies dominantes, inferidas en el presente trabajo, permiten predecir que el incremento de la importancia de *F. sylvatica* en el bosque de Caviedes se mantendrá en el futuro. La aparición de perturbaciones en el pasado reforzó la tendencia hacia el aumento en la densidad y el área basal de *F. sylvatica* en el dosel del bosque. La coexistencia de *F. sylvatica*, *Q. robur* y otras especies semitolerantes y tolerantes a la sombra, en el bosque de Caviedes, es explicable aún en ausencia de perturbaciones importantes, según lo predicho por modelos de sucesión autogénica. Este patrón es coincidente con los registros polínicos conocidos para el norte de España, en los cuales *F. sylvatica* pasó a ser la especie dominante desde su aparición, registrándose un descenso en la proporción de polen del resto de las especies.

AGRADECIMIENTOS

Carlos LeQuesne aportó valiosas sugerencias referentes al muestreo estructural y al análisis dendrocronológico. Richard Duncan cedió sus programas informáticos de análisis espacial. Rik Leemans facilitó su programa de simulación mediante el modelo FORSKA. La Junta Vecinal de Caviedes y el Servicio de Montes y Protección de la Naturaleza de Cantabria concedieron los permisos necesarios para la realización del trabajo de campo. Jesús García, Elías González y José María Para facilitaron información sobre la historia y el manejo del bosque de Caviedes.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, M.D., ORWIG, D.A. & DEMEO, T.E. 1995. Dendroecological analysis of successional dynamics for a presettlement-origin white-pine-mixed-oak forest in the southern Appalachians, USA. *Journal of Ecology* 83: 123-133.
- AKASHI, N. 1996. The spatial pattern and canopy-understory association of trees in a cool temperate, mixed forest in western Japan. *Ecological Research* 11: 311-319.
- ALLUE, J.L. 1990. Atlas fitoclimático de España. 221 pp. MAPA, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Madrid.
- BERGERON, Y. & CHARRON, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): a dendroecological approach. *Ecoscience* 1: 173-184.
- BIONDI, F., KLEMMEDSON, J.O. & KUEHL, R.O. 1992. Dendrochronological analysis of single-tree interactions in mixed pine-oak stands of central Arizona, USA. *Forest Ecology and Management* 48: 321-333.
- BUSING, R.T. 1996. Estimation of tree replacement patterns in an Appalachian *Picea-Abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 7: 685-694.
- CRAWLEY, M.J. 1986. The structure of plant communities. En: M.J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*, pp. 1-50. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- DE BONA, C. 1881. Memoria sobre la explotación de los robles por la Marina en la Provincia de Santander. 128 pp. Imprenta de la Gaceta de los Caminos de Hierro. Madrid.
- DENSLOW, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. En: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp. 307-323. Academic Press. Orlando.
- DUNCAN, R.P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology* 79: 1073-1084.
- DUNCAN, R.P. 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 81: 403-416.
- FRELICH, L.E. & GRAUMLICH, L.J. 1994. Age-class distribution and spatial patterns in an old-growth hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1939-1947.
- FRITTS, H.C. & SWETNAM, T.W. 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research* 19: 111-188.
- GEMMEL, P., NILSSON, U. & WELANDER, T. 1996. Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. *New Forest* 12: 141-161.
- GLITZENSTEIN, J.S., HARCUMBE, P.A. & STRENG, D.R. 1986. Disturbance, succession, and maintenance of species diversity in an east Texas forest. *Ecological Monographs* 56: 243-258.
- GUITIÁN, F., CARBALLAS, T., DÍAZ-FIERROS, F. & PLATA, M. 1985. Suelos naturales de Cantabria. 125 pp. CSIC, Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia. Santiago de Compostela.
- HARPER, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. 892 pp. Academic Press. London.
- HE FANGLIANG, LEGENDRE, P. & LAFRANKIE, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.

- HENRY, J.D. & SWAN, J.M.A. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material: An approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology* 55: 772-783.
- HIBBS, D.E. 1983. Forty years of forest succession in central New England. *Ecology* 64: 1394-1401.
- HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69-78.
- IGME 1976. Comillas. Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Ministerio de Industria, Servicio de Publicaciones, Madrid, 46 pp.
- KENKEL, N.C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- KOOP, H. & HILGEN, P. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecology and Management* 20: 135-150.
- KUBOTA, Y. & HARA, T. 1995. Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, northern Japan. *Annals of Botany* 76: 503-512.
- LEEMANS, R. 1992. Simulation and future projection of succession in a Swedish broad-leaved forest. *Forest Ecology and Management* 48: 305-319.
- LEPS, J. & KINDLMANN, P. 1987. Models of the development of spatial pattern of an even-aged plant population over time. *Ecological Modelling* 39: 45-57.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.
- LORIMER, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61: 1169-1184.
- LORIMER, C.G. 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management* 6: 343-360.
- LORIMER, C.G. & FRELICH, L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 651-663.
- LOTWICK, H.W. & SILVERMAN, B.W. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society B* 44: 406-413.
- LUSK, C. & OGDEN, J. 1992. Age structure and dynamics of a podocarp-broadleaf forest in Tongariro National Park, New Zealand. *Journal of Ecology* 80: 379-393.
- MCCUNE, B. & COTTAM, G. 1985. The successional status of a southern Wisconsin oak woods. *Ecology* 66: 1270-1278.
- MIKAN, C.J., ORWIG, D.A. & ABRAMS, M.D. 1994. Age structure and successional dynamics of a presettlement-origin chestnut oak forest in the Pennsylvania Piedmont. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121: 13-23.
- NAKASHIZUKA, T. & NUMATA, M. 1982. Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing. *Japanese Journal of Ecology* 32: 473-482.
- NORTON, D.A., PALMER, J.G. & OGDEN, J. 1987. Dendroecological studies in New Zealand 1. An evaluation of tree age estimates based on increment cores. *New Zealand Journal of Botany* 25: 373-383.

- NOWACKI, G.J. & ABRAMS, M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67: 225-249.
- OHKUBO, T. 1992. Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio* 101: 65-80.
- PARKER, A.J. & PEET, R.K. 1984. Size and age structure of conifer forests. *Ecology* 65: 1685-1689.
- PELTIER, A., TOUZET, M.C., ARMENGAUD, C. & PONGE, J.F. 1997. Establishment of *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* in an old-growth beech forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 13-20.
- PEÑALBA, M.C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology* 82: 815-832.
- PETERS, R. 1992. Ecology of beech forests in the northern hemisphere. PhD thesis, Landbouwwuniversiteit Wageningen, Netherlands. 125 pp.
- RIPLEY, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society B* 39: 172-212.
- ROZAS, V. 1999. Estructura, dinámica y tendencias sucesionales en un bosque de roble y haya de la cornisa cantábrica. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo. 152 pp.
- ROZAS, V. 2001. Estructura y patrones de regeneración del roble y el haya en un bosque maduro del litoral occidental de Cantabria. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, en prensa.
- ROZAS, V. & FERNÁNDEZ PRIETO, J.A. 1998. Patrones espaciales de tamaño y mortalidad del roble (*Quercus robur* L.) en un bosque del litoral de Cantabria. *Orsis* 13: 79-90.
- ROZAS, V. & FERNÁNDEZ PRIETO, J.A. 2000. Competition, mortality, and development of spatial patterns in two Cantabrian populations of *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58: 117-131.
- RUNKLE, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. En: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp. 17-33. Academic Press. Orlando.
- RUNKLE, J.R. 1990. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 632-641.
- SILVERTOWN, J.W. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology*, 2nd edition. 229 pp. Longman. Harlow. U.K.
- STEWART, G.H. 1986. Population dynamics of a montane conifer forest, western Cascade Range, Oregon, USA. *Ecology* 67: 534-544.
- STEWART, G.H. & ROSE, A.B. 1990. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. *Vegetatio* 87: 101-114.
- STOKES, M.A. & SMILEY, T.L. 1968. *An introduction to tree-ring dating*. 73 pp. University of Chicago Press. Chicago.
- SZEICZ, J.M. & MACDONALD, G.M. 1995. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada. *Journal of Ecology* 83: 873-885.
- SZWAGRZYK, J. & CZERWCZAK, M. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of east-central Europe. *Journal of Vegetation Science* 4: 469-476.
- TAYLOR, A.H., QIN ZISHENG & LIU JIE. 1996. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. *Vegetatio* 124: 25-38.

- UPTON, G.J. & FINGLETON, B. 1985. *Spatial Data Analysis by Example*, vol. 1. Point Pattern and Quantitative Data. 410 pp. Wiley & Sons. Chichester.
- VEBLEN, T.T. 1986. Treefalls and the coexistence of conifers in subalpine forests of the central Rockies. *Ecology* 67: 644-649.
- VEBLEN, T.T. 1992. Regeneration dynamics. En: D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet & T.T. Veblen (eds.). *Plant Succession: Theory and Prediction*, pp. 152-187. Chapman & Hall. London.
- VEBLEN, T.T., SCHLEGEL, F.M. & ESCOBAR, B. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68: 1-31.
- VILLALBA, R. & VEBLEN, T.T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624-2640.
- VILLEGAS, R. 1953. *Replantaciones de eucalipto y pino insignie en el norte de España*. 235 pp. Servicio de Publicaciones. Escuela Especial de Ingenieros de Montes. Madrid.
- WARD, J.S., PARKER, G.R. & FERRANDINO, F.J. 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 83: 189-202.
- WEINER, J. 1988. Variation in the performance of individuals in plant populations. En: A.J. Davy, M.J. Hutchings & A.R. Watkinson (eds.). *Plant Population Ecology*, pp. 59-81. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- WHITE, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45: 229-299.