

Estructura y patrones de regeneración del roble y el haya en un bosque maduro del litoral occidental de Cantabria

V. Rozas

Dpto. de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo.
Catedrático Rodrigo Uria, E-33071 Oviedo, España

vroz@sci.cpd.uniovi.es

RESUMEN

En el presente trabajo se describen la composición y estructura de cuatro parcelas de bosque maduro ubicado en el litoral occidental de Cantabria. Se estudiaron los patrones de regeneración de las especies dominantes, analizándose su relación con la historia y los cambios en el manejo del bosque. Las distribuciones de edad y la historia del dosel fueron reconstruidos mediante técnicas dendroecológicas, y la dimensión espacial de la regeneración se estudió por medio de análisis espacial cuantitativo. El bosque estudiado se compone de dos especies dominantes, *Fagus sylvatica* y *Quercus robur*, junto a una especie propia del sotobosque (*Ilex aquifolium*) y un conjunto de cinco especies de carácter pionero. Las dos especies dominantes presentan poblaciones balanceadas cuyas distribuciones de diámetro presentan una forma monotónica descendente o compuesta. Las poblaciones de ambas especies presentan dos cohortes de árboles bien diferenciadas: los árboles jóvenes (20-70 años) y los árboles maduros (155-260 años). Ambas cohortes están separadas por un período de 100-140 años con ausencia de regeneración. La regeneración de *F. sylvatica* y *Q. robur* tuvo lugar en agregados, espacialmente segregada respecto a los árboles adultos a pequeña escala espacial. El establecimiento de *Q. robur* tuvo lugar preferentemente en espacios abiertos y huecos del dosel, mientras que el principal factor que dificultó la regeneración de *F. sylvatica* fue la existencia de un dosel de árboles maduros de la misma especie. El inicio del establecimiento de nuevos árboles durante el siglo XX se produjo en la década de 1930, coincidiendo con un período de perturbación, en el cual disminuyó la densidad del dosel forestal, y con una reducción en la intensidad del pastoreo.

Palabras clave: dinámica forestal, estructuras de tamaño y edad, autocorrelación espacial, patrón espacial, dendroecología, perturbación.

INTRODUCCIÓN

El análisis estructural basado en el tamaño y la edad de los árboles es normalmente utilizado en ecología forestal para reconstruir la historia reciente del bosque, o para esti-

Recibido: 1-3-01

Aceptado para su publicación: 5-10-01

mar la estabilidad de una determinada población de árboles. Por estructura de un bosque se entiende la abundancia relativa y la dispersión espacial de los árboles de distinto tamaño y/o edad (Veblen, 1992). Una distribución de diámetros está «balanceada» si existen abundantes individuos en las clases de tamaño menores y progresivamente el número de árboles va disminuyendo hacia las clases de diámetro mayores. Este tipo de distribución es indicativa de una población estable, capaz de autoperpetuarse en el tiempo, y puede ser descrita matemáticamente por medio de las funciones potencial, exponencial negativa y de Weibull. La función de Weibull se ajusta a una amplia variedad de formas, como son una curva monótonica descendente, una unimodal o una monótonica ascendente (Lorimer y Krug, 1983). Sin embargo, la función de Weibull no ofrece una solución convergente cuando se intenta su ajuste a un tipo peculiar de distribución compuesta, formada por una curva pronunciada descendente en las clases de diámetro pequeñas, combinada con una curva unimodal muy ancha en las clases de diámetro mayores. Una distribución de diámetros compuesta es característica de poblaciones maduras de árboles dominantes en el dosel forestal (Lorimer y Krug, 1983).

Si además de las distribuciones de diámetro utilizamos estimaciones de la edad como base del análisis estructural, podremos reconstruir los detalles de la historia del bosque, como son los patrones de regeneración de las diferentes especies. Un determinado rodal de bosque puede ser clasificado en función de su estructura de edades como coetáneo, si está formado por una sola cohorte, o multietáneo, si está formado por más de una cohorte. El proceso de la regeneración en un bosque representa una fuente de nuevos individuos, los cuales, potencialmente, pueden pasar a formar parte del futuro dosel forestal (Ward, Parker, 1989). La regeneración se encuentra regulada por una gran diversidad de factores, condicionados principalmente por las características físicas y biológicas del entorno, así como por las propiedades del ciclo vital de la especie en cuestión. A menudo, la variabilidad espacio-temporal de cada uno de estos factores por separado no explica directamente los patrones de regeneración de una especie, siendo necesario el estudio combinado de varios de ellos para obtener una interpretación convincente (Taylor, Qin, 1988; Crawley, Long, 1995).

En ambientes forestales densos, como los existentes en los bosques templados o tropicales, el principal factor limitante para el establecimiento de nuevas cohortes es la disponibilidad de espacio apropiado para el asentamiento y el desarrollo de los jóvenes árboles. Por lo tanto, la formación de huecos en el dosel forestal principal por la desaparición de uno o varios árboles dominantes promueve la regeneración en este tipo de bosques. Una perturbación es cualquier fuerza que sea capaz de eliminar al menos un árbol del dosel forestal (Runkle, 1985), siendo impredecibles tanto la intensidad de las perturbaciones como su aparición en el tiempo y en el espacio (Runkle, 1982). La estructura de edad de una población proporciona información referente a los patrones de regeneración de la especie en el presente y en el pasado (Ågren, Zackrisson, 1990). Además, la secuencia de perturbaciones que han tenido lugar en el pasado puede ser reconstruida a partir de los patrones de crecimiento radial de los árboles, lo que permite contrastar si existe alguna relación temporal entre la aparición de perturbaciones y la regeneración (Lorimer, 1980).

Han sido definidos tres modos de regeneración en relación con la intensidad y la escala espacial de las perturbaciones, identificables a partir de la estructura de edad y los patrones espaciales de las poblaciones de árboles (Veblen, 1992). El *modo de regeneración por catástrofe* consiste en el establecimiento masivo de una población en un período

de tiempo relativamente corto, tras haber sido devastada una amplia superficie de terreno. El *modo de regeneración en fase de claro* se refiere a árboles que se establecen y alcanzan el nivel del dosel forestal principal en claros resultantes de la muerte de uno o un pequeño grupo de árboles. El *modo de regeneración continuo* tiene lugar cuando los árboles son capaces de alcanzar la madurez en ausencia de una perturbación que provoque una apertura en el dosel. Una especie puede mostrar uno de estos tres modos de regeneración, dependiendo de la composición del bosque, el estado de desarrollo del mismo y las características del entorno físico (Veblen, 1989, 1992).

Además del registro temporal de la regeneración expresado en las distribuciones de edad, es necesario el análisis de su estructura espacial para poder reconstruir los patrones espaciales del establecimiento de los árboles e interpretar su relación con el régimen de perturbación (Duncan, Stewart, 1991). La comprobación de hipótesis referentes a los patrones de regeneración y a su dispersión relativa respecto a los adultos ha de efectuarse necesariamente mediante análisis espacial cuantitativo (Hamill, Wright, 1986). El análisis espacial basado en la posición de cada individuo y la estimación de la edad permite estudiar cuantitativamente la dimensión espacial de la regeneración, sin necesidad de admitir la dicotomía «claro» frente a «no claro», sino considerando la superficie del bosque como un continuo que incluye una cierta variabilidad de las condiciones ambientales (Lieberman *et al.*, 1989; Szwagrzyk, 1990).

Los objetivos del presente trabajo son describir la composición y estructura de cuatro parcelas de bosque maduro estudiadas en el monte de Caviedes, Cantabria, y analizar las dimensiones espacial y temporal de la regeneración en las cuatro parcelas de bosque. Se estudian las estructuras de edad de las especies dominantes, *Fagus sylvatica* y *Quercus robur*, con el objeto de comprobar una serie de hipótesis relativas al establecimiento de los árboles y su relación con las perturbaciones y el manejo del bosque en el pasado. Las cuestiones a comprobar son las siguientes: (1) ¿ha tenido lugar el establecimiento de forma continua en el tiempo y en el espacio?, es decir, ¿las distribuciones de edad son continuas y la edad de un árbol cualquiera es independiente de la edad de sus vecinos? (2) ¿Se ha producido la regeneración de forma aleatoria e independiente respecto a los árboles adultos de su misma especie? (3) ¿La regeneración ha tenido lugar en huecos del dosel, segregada espacialmente de los árboles maduros? (4) ¿Existe alguna relación entre la aparición de perturbaciones, el manejo del bosque en el pasado y el establecimiento de nuevos árboles?

Para comprobar la primera cuestión se analizaron las distribuciones de edad y la estructura espacial de la edad de las poblaciones estudiadas. La segunda y tercera preguntas se comprobaron mediante el examen de los patrones espaciales de la regeneración y de la interacción espacial existente entre árboles jóvenes y adultos. Finalmente, la cuarta cuestión se abordó estudiando la correspondencia temporal existente entre el establecimiento de nuevos árboles y la historia del dosel forestal reconstruida mediante técnicas dendrocológicas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Localidad de estudio

El área de 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, dentro del grupo de montes Corona y del Parque Natural de Oyambre. 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. Debido a la abundante presencia de *Blechnum spicant* (L.) Roth., *Vaccinium myrtillus* L., *Teucrium scorodonia* L., *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud. subsp. *henriquesii* (Degen) P. Silva y *Melampyrum pratense* L., este bosque puede ser incluido en la asociación fitosociológica *Blechno-Quercetum roboris* subas. *fagetosum sylvaticae* (Tüxen, Oberdorfer, 1958; Díaz, Fernández Prieto, 1994).

En cuanto a la fauna que habita en la actualidad en este bosque, es de destacar sobre todo la nutrida presencia de pícidos, los cuales se ven favorecidos por sus características de bosque maduro, con abundancia de madera muerta y una gran diversidad estructural del arbolado. De entre ellos destacan el pico picapinos (*Dendrocopos major* L.), el pico menor (*Dendrocopos minor* L.), el pito real (*Picus viridis* L.) y el pito negro (*Dryocopus martius* L.). En cuanto a la presencia de ungulados, actualmente se encuentran en este bosque poblaciones de escasa entidad de jabalíes (*Sus scrofa* L.), ciervos (*Cervus elaphus* L.) y corzos (*Capreolus capreolus* L.). Probablemente no constituyen poblaciones estables en este bosque, más bien se trata de individuos deambulantes provenientes de la vecina Reserva Nacional de Caza del Saja.

Este bosque se asienta sobre potentes suelos de tipo lehm arenoso (Gutián *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 varían entre 40 a 240 m snm. El clima es fresco húmedo, con mínimo estival de precipitación (Allué, 1990), con una precipitación total anual de 1.400 mm y 14 °C de temperatura media anual.

La historia reciente de este bosque incluye un aprovechamiento extensivo de su arbolado, habiendo estado directamente gestionado y protegido por la Marina Española durante cientos de años (De Bona, 1881). La calidad de la madera de roble, junto con su gran cercanía a puntos de embarque y la facilidad de la extracción de las piezas, favoreció su explotación. 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 en la construcción naval, la gestión de este bosque se vio modificada desde finales del siglo XIX, dando paso a un aprovechamiento local más intenso, centrado especialmente en la actividad ganadera extensiva.

En el año 1942 se constituyó el consorcio del monte de Corona 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, 50 y 60, la inmensa mayoría de los terrenos del monte de Corona, que en esta época incluían matorrales y pastizales, pero especialmente 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* Siebold & Zucc.), la secuoya (*Sequoia sempervirens* (D. Don) End.) y el abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco). La junta vecinal de Caviedes (Valdáliga), propietaria del bosque objeto de este estudio, decidió su preservación en la década de 1950, cesando en él cualquier tipo de actuación, salvo el aprovechamiento de los árboles abatidos por el viento por parte de la población local.

Muestreo

Fueron seleccionadas cuatro parcelas rectangulares de bosque con una topografía regular que facilitase el trabajo de campo y garantizase un error mínimo en las mediciones. Las parcelas C1 y C2 (de 0,25 ha de extensión cada una) fueron establecidas en una zona del bosque que en el pasado presentaba estructura de dehesa, con grandes árboles desarrollados en terreno abierto. Sin embargo, las parcelas C3 y C4 (de 0,30 y 0,55 ha de extensión, respectivamente) se encuentran en una zona de bosque con dosel bien desarrollado. Cada una de estas parcelas fue delimitada y dividida en cuadrículas de 10 × 10 m mediante una brújula Suunto de doble graduación y cintas métricas de 20 y 50 m de longitud. 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 incluyen tanto a individuos muertos en pie como abatidos o quebrados por el viento, además de tocones que pudieron ser identificados por las características de su corteza o madera. 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 se midió mediante un hipsómetro Suunto. Las coordenadas individuales x e y del centro de cada uno de los troncos marcados se midieron dentro de las cuadrículas de 10 × 10 m con una precisión de 0,1 m.

Se extrajeron testigos de madera de todos los *Q. robur* y *F. sylvatica* vivos con dap ≥ 5 cm incluidos en las cuatro parcelas estudiadas. La extracción se llevó a cabo mediante barrenas 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 < 30 cm, y de 1 m sobre el suelo para los individuos con dap ≥ 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 encuentra más distante de la superficie, con el objeto de incluir en la muestra un número mínimo de anillos anómalos.

Análisis estructural

Para las distintas especies que se encuentran en las parcelas analizadas se calcularon la densidad (n.º de árboles ha⁻¹), la frecuencia (n.º de cuadrículas de 5 × 5 m en que se encuentran individuos) y el área basal (m² ha⁻¹) de los árboles vivos. Estos parámetros fue-

ron relativizados respecto a la composición total de cada parcela, obteniéndose la densidad, frecuencia y área basal relativas en composición porcentual (Cottam y Curtis, 1956) y una estimación de la importancia relativa de cada especie en cada parcela como el promedio de las anteriores. La densidad, área basal y frecuencia son parámetros relacionados con la importancia que tiene cada especie en la composición total de la parcela, así como con su control del espacio y estado demográfico. Los valores máximos de dap y altura total para una especie son considerados una medida del tamaño máximo que refleja su tipo biológico potencial, como puede ser especie característica del dosel o del sotobosque (Masaki *et al.*, 1992).

Con el objeto de agrupar a las diferentes especies de árboles según su papel en el conjunto del bosque, dentro de cada parcela se calculó la distancia euclídea entre cada una de las especies a partir de sus valores de densidad, área basal y frecuencia relativas, dap máximo y altura total máxima. Para agrupar las especies a partir de las matrices de distancias euclídeas se aplicaron análisis de escala multidimensional no métrica y de dendrograma jerárquico aglomerativo. El método de ordenación no métrico fue seleccionado con el objeto de representar las similitudes en un espacio de ordenación bidimensional. Esta elección se debe al hecho de que la escala no métrica es el método más robusto de reducción de la dimensionalidad para la ordenación y el agrupamiento de objetos (Kenkel, Orloci, 1986). Los grupos identificados a partir del dendrograma y del diagrama de ordenación fueron reconocidos como grupos de especies con un papel similar dentro de la parcela.

Los árboles vivos con dap mayor o igual a 2 cm fueron agrupados por especies en clases de dap de 5 cm de amplitud. Las distribuciones de diámetro de las dos especies dominantes, *F. sylvatica* y *Q. robur*, fueron ajustadas por medio de regresión no lineal a los modelos potencial, exponencial y distribución de Weibull. La función de Weibull es muy apropiada para su ajuste a distribuciones de diámetro, pues asume una amplia variedad de formas (Lorimer, Krug, 1983). Ésta se define como $f(x) = c/b (x/b)^{c-1} \exp(-(x/b)^c)$, donde $f(x)$ es la frecuencia, x es la marca de la clase de diámetro, b es el parámetro de escala y c es el parámetro de forma. Para valores de c menores que 1, la curva es pronunciadamente monotónica descendente; si c es un valor próximo a 1, la curva sigue una distribución exponencial negativa y, si c es mayor que 1, la curva es unimodal (Lorimer, Krug, 1983). Para obtener una descripción apropiada de la estructura del dosel de las parcelas estudiadas, los distintos árboles vivos mayores de 2 m de altura fueron agrupados por especies en clases de altura total de 2 m de amplitud.

Análisis dendrocronológico

Los testigos de madera fueron secados al aire durante varios días, encolados en soportes de madera y pulidos con lijas cada vez más finas, hasta que fueron distinguidos todos los detalles del tejido leñoso. Todos los testigos fueron datados visualmente mediante las técnicas habituales (Stokes, Smiley, 1968; Swetnam *et al.*, 1988), tomando como referencia el anillo más externo formado en el período de crecimiento previo a su fecha de extracción. 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 un equipo Velmex conectado a un ordenador PC, mediante el programa MEDIR v1.13 (Krusic *et al.*, 1996).

Con el objeto de identificar posibles errores en los procesos de datación y medición fue utilizado el programa COFECHA (Holmes, 1983), el cual realiza la datación cruzada entre cada una de las series de anchuras de anillos y una cronología maestra. A partir de series correctamente datadas se obtuvieron las cronologías maestras de *Q. robur* y *F. sylvatica* para esta localidad. La datación cruzada fue llevada a cabo mediante estandarización de las series y transformación logarítmica de la serie resultante. Cada serie transformada de este modo y fraccionada en segmentos de 40 años, solapados 20 años entre sí, fue correlacionada con la cronología maestra para la especie y la localidad, lo cual permitió detectar errores de datación y determinar la presencia de anomalías en las muestras.

Para la estimación de la edad de los árboles muestreados 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 por recuento o datación cruzada. 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 se consideró una estimación válida de la longitud de testigo ausente. En este caso se estimó el número de anillos incluidos en el segmento ausente 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 se estimó la longitud de testigo ausente 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 a partir de los cuales los testigos extraídos fueron demasiado cortos, la edad se estimó 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 se obtuvieron las estimaciones de la edad de 590 árboles referidas a una altura de 20 cm sobre el nivel del suelo.

La historia del dosel de cada una de las parcelas se reconstruyó a partir de las secuencias de liberaciones y reducciones del crecimiento radial de los árboles con más de 100 años de edad. Para cada una de las series de crecimiento individuales fueron considerados años con liberación del crecimiento aquellos con un aumento en la tasa de crecimiento superior al 100 % cuando son comparados períodos consecutivos de 10 años (Nowacki, Abrams, 1997). Esta norma ha sido utilizada previamente en otros trabajos como único criterio (Lusk, Ogden, 1992; Parshall, 1995) o como criterio más estricto (Glitzenstein *et al.*, 1986; Lorimer, Frelich, 1989; Frelich, Graumlich, 1994; Abrams, Orwig, 1996) para diferenciar las señales de perturbación de los efectos de fluctuaciones climáticas.

Los intervalos de 5 años cuya tasa media de crecimiento radial fue inferior a 0,5 mm fueron considerados períodos de supresión del crecimiento (Glitzenstein *et al.*, 1986). Puesto que la tasa media de crecimiento global para ambas especies dominantes fue de al menos 1 mm por año ($TMC - DT = 1,5 - 0,4$ mm para *Q. robur* y $1,0 - 0,4$ mm para *F. sylvatica*), este criterio es equivalente a considerar períodos de crecimiento por debajo de la mitad de la tasa media de crecimiento. A partir de los resultados obtenidos fueron calculados los porcentajes de liberaciones y supresiones para períodos de 5 años como el nú-

mero de testigos que mostraron liberación o supresión del crecimiento, respectivamente, entre el número total de testigos que cubren el período considerado y multiplicado por 100.

Análisis espacial

Los patrones espaciales univariados se analizaron mediante la función K de Ripley (Ripley, 1977; Upton, Fingleton, 1985), la cual refleja el tipo, escala e intensidad del patrón espacial que presenta una serie de puntos distribuidos sobre el plano mediante el análisis de las distancias existentes entre todos ellos. La función K de Ripley es el estadístico más eficiente de análisis del patrón espacial, ya que permite discriminar entre las distribuciones regular, aleatoria y agregada con menor incertidumbre que el resto de índices más utilizados, independientemente de la superficie de las parcelas estudiadas (Condés, Martínez-Millán, 1998). La función $K(t)$ realiza el cómputo del número de puntos vecinos que se encuentran a una distancia menor o igual que t respecto de cada punto focal. Este estadístico 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 se efectuó mediante el método de pesado, asignándole un peso mayor a los individuos periféricos que a los centrales. El peso asignado a cada punto fue proporcional a la fracción de circunferencia delimitada por el círculo centrado en el punto y con radio t que se encuentra dentro de los límites de la parcela (Moeur, 1993; Haase, 1995). Los valores de $K(t)$ se calcularon 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 se analizaron series de puntos con más de diez individuos.

La hipótesis de aleatoriedad espacial se comprobó 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. Para garantizar la realización de una prueba de significación de Monte Carlo al nivel 0,05, es aconsejable ejecutar un mínimo de 99 simulaciones (Moeur, 1993). El análisis univariado 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 $L(t) = [K(t)/\pi t^2]^{1/2}$ con el objeto de linealizar la función y estabilizar la varianza. La interpretación se realizó mediante la transformación $W(t)$ (Szwagrzyk, 1990), la cual indica la extensión con la cual el patrón observado se desvía de un patrón aleatorio. Un patrón en agregados tiene lugar cuando $W(t)$ es mayor que 1, un patrón aleatorio cuando $W(t)$ alcanza valores entre -1 y 1, mientras que cuando $W(t)$ es menor que -1 existe un patrón regular.

La interacción espacial existente entre dos series de puntos se analizó mediante la extensión bivariada de la función K de Ripley (Lotwick, Silverman, 1982; Upton, Fingleton, 1985), la cual indica el tipo, escala e intensidad del patrón espacial bivariado que presentan dos series de puntos distribuidos sobre el plano. La 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 univariado. La hipótesis de independencia espacial se comprobó mediante la simulación de traslaciones toroidales aleatorias de las series de puntos de tipo 2 (Upton, Fingleton, 1985). El análisis bivariado de 100 si-

mulaciones 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 convertidos en $L_{12}(t) = [K_{12}(t)/t]^2$ y la interpretación se realizó 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.

La estructura espacial de la edad de los árboles se analizó mediante el cálculo del coeficiente de autocorrelación espacial I de Moran para diferentes clases de distancia d (Upton, Fingleton, 1985; Duncan, Stewart, 1991). La autocorrelación espacial es la propiedad que presenta una variable aleatoria dispuesta sobre un plano, la cual es más o menos similar entre sí (autocorrelación positiva y negativa, respectivamente) que lo esperado para observaciones realizadas al azar (Legendre, 1993). Las expresiones de la esperanza y de la varianza de $I(d)$ son conocidas y, por lo tanto, sus desviaciones normales estándar $z(d)$ pueden ser calculadas (Cliff, Ord, 1981; Upton, Fingleton, 1985). El cálculo se realizó a intervalos de 2,5 m y únicamente se incluyeron en el análisis las clases de distancia con al menos veinte pares de puntos vecinos. La hipótesis nula de independencia entre la edad de árboles vecinos se comprobó por medio de las desviaciones normales estándar $z(d)$ frente al intervalo de confianza correspondiente para la distribución normal estándar al nivel de significación del 0,05. Una prueba de significación global para cada correlograma se realizó comprobando si al menos un valor es significativo al nivel α/k , de acuerdo con el criterio de Bonferroni para pruebas múltiples, donde α es el nivel de significación global del correlograma y k es el número de clases de distancia incluidas en el análisis (Legendre, Fortin, 1989).

RESULTADOS

Composición de las parcelas

Quercus robur presenta, como norma general, pequeños valores de densidad y frecuencia, pero grandes áreas basales, en tanto que *Ilex aquifolium* y el resto de las especies (*Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata*, *Corylus avellana*, *Frangula alnus* y *Crataegus monogyna*) presentan valores pequeños de área basal (Tabla 1). Este último grupo de especies es relativamente importante en las parcelas C1 y C4, mientras que *Ilex* tiene mayor valor de importancia en las parcelas C1, C2 y C4. Las especies con mayores valores de importancia en todas las parcelas estudiadas son *Fagus sylvatica* y *Quercus robur* (Fig. 1). Esta última domina únicamente en la parcela C1, con más del 30 % del total, en tanto que las otras parcelas están dominadas por *Fagus*, superando el 50 % en las parcelas C2 y C4 y llegando a constituir el 70 % del total en la parcela C3 (Fig. 1).

La ordenación de las distintas especies revela la existencia de cuatro grupos fundamentales de tipos de árboles en este bosque (Fig. 2). *F. sylvatica* y *Q. robur* son las especies que dominan en el dosel forestal, tolerante a la sombra la primera e intolerante la segunda. *I. aquifolium* es la única especie propia del sotobosque, mientras que el resto de especies, como son *S. atrocinerea*, *P. cordata*, *C. avellana*, *F. alnus* y *C. monogyna*, pueden englobarse en conjunto como especies pioneras. Estos cuatro grupos principales se encuentran especialmente bien definidos y distanciados en la parcela C1 (Fig. 2a). La

Tabla 1

Composición de las parcelas estudiadas en el Monte de Caviedes, Cantabria

Parcela	Parámetro	Especies				Total
		<i>F. sylvatica</i>	<i>Q. robur</i>	<i>I. aquifolium</i>	Otros	
C1	Densidad	272	176	288	304	1.040
	Área basal	7,0	18,0	0,6	3,2	28,8
	Frecuencia	32	33	31	48	144
C2	Densidad	600	36	216	88	940
	Área basal	19,9	17,3	0,6	1,9	39,7
	Frecuencia	70	9	31	15	125
C3	Densidad	899	87	116	67	1.169
	Área basal	25,0	6,7	0,2	0,2	32,1
	Frecuencia	91	22	23	16	152
C4	Densidad	630	142	169	140	1.081
	Área basal	18,8	12,1	0,5	0,4	31,8
	Frecuencia	133	47	55	46	281

Se indican los valores de densidad (n.º de árboles ha⁻¹), área basal (m² ha⁻¹) y frecuencia (n.º de cuadrículas de 5 × 5 m en que se encuentran individuos) de árboles vivos. Otros: *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata*, *Corylus avellana*, *Frangula alnus* y *Crataegus monogyna*

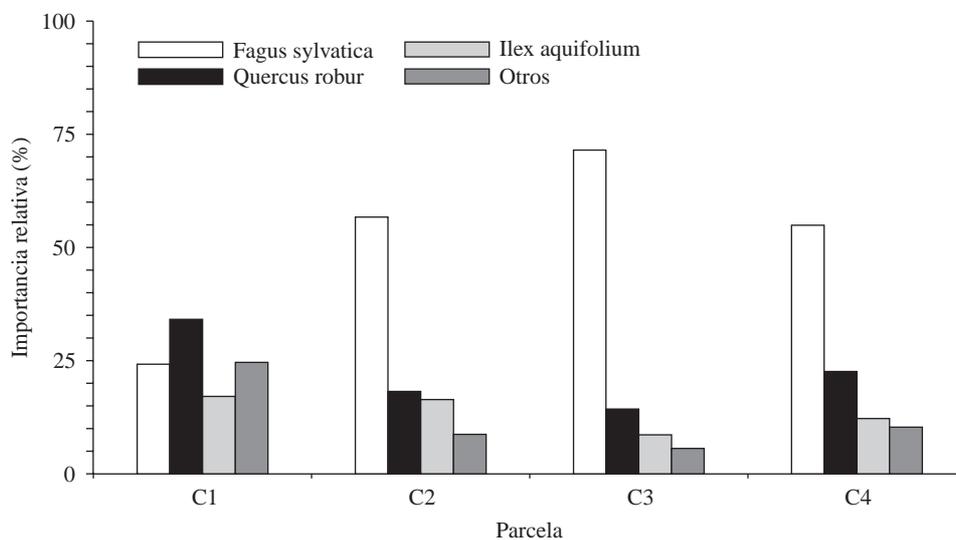


Fig. 1.—Composición porcentual, en importancia relativa, de las cuatro parcelas estudiadas en el monte de Caviedes, Cantabria. La importancia relativa es el promedio de la densidad, la frecuencia y el área basal relativas. Otros: como en la Tabla 1

composición del bosque en cuanto al patrón de agrupación es muy similar en las parcelas C2 y C4 (Figs. 2b y 2d), en tanto que en la parcela C3 existen solamente dos grupos: *F. sylvatica* por un lado y el conjunto de especies restantes por el otro (Fig. 2c).

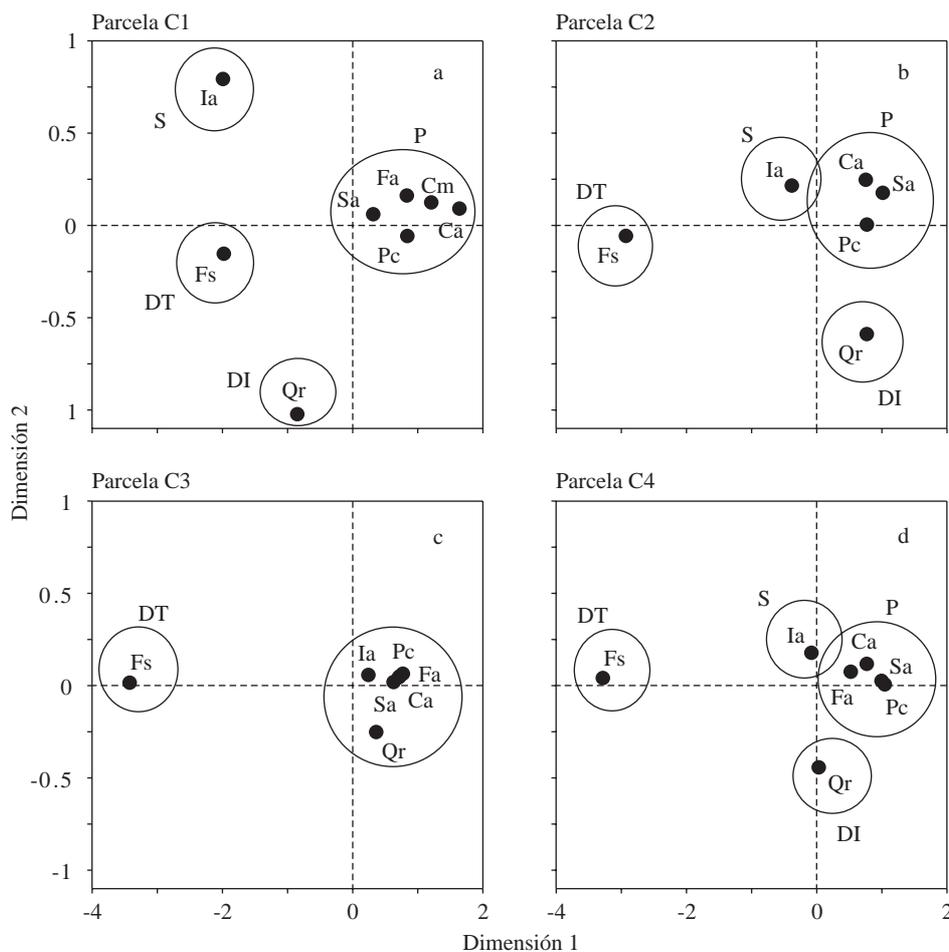


Fig. 2.—Diagramas de ordenación, obtenidos mediante escala multidimensional no métrica, en que se muestran los grupos identificados en los correspondientes dendrogramas para las especies de árboles incluidas en las parcelas C1, C2, C3 y C4, bosque de Caviedes, Cantabria. Fs: *Fagus sylvatica*; Qr: *Quercus robur*; Ia: *Ilex aquifolium*; Ca: *Corylus avellana*; Cm: *Crataegus monogyna*; Fa: *Frangula alnus*; Pc: *Pyrus cordata*; Sa: *Salix atrocinerea*. DT: especies del dosel y tolerantes a la sombra; DI: especies del dosel e intolerantes a la sombra; S: especies del sotobosque; P: especies pioneras

Estructura del tamaño

Las distribuciones de frecuencia de tamaño muestran que *F. sylvatica* es el árbol mayoritario en casi todas las clases de dap y de altura de las parcelas C2, C3 y C4 (Figs. 3 y 4).

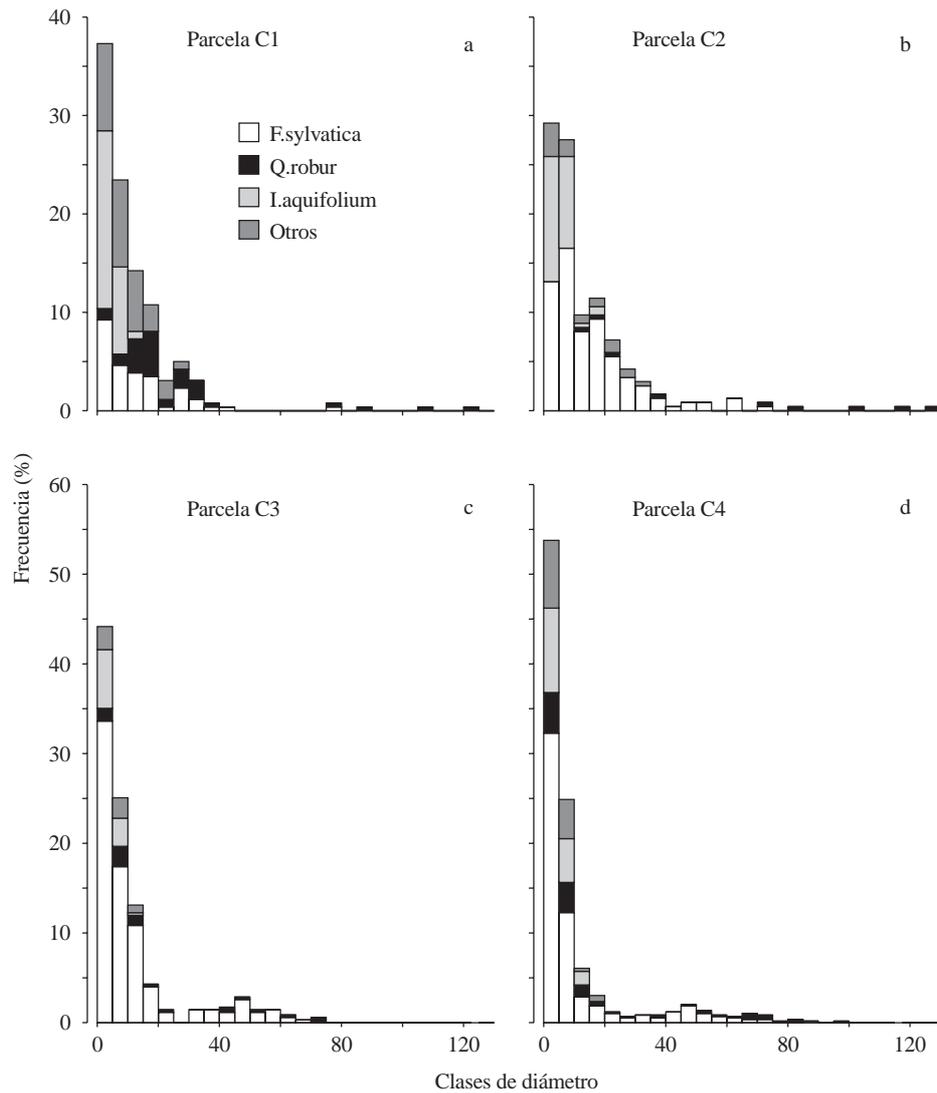


Fig. 3.—Distribuciones de frecuencia de dap en clases de 5 cm de amplitud para todos los árboles vivos con dap ≥ 2 cm de las parcelas C1 (a), C2 (b), C3 (c) y C4 (d), monte de Caviedes, Cantabria. Otros: como en la Tabla 1

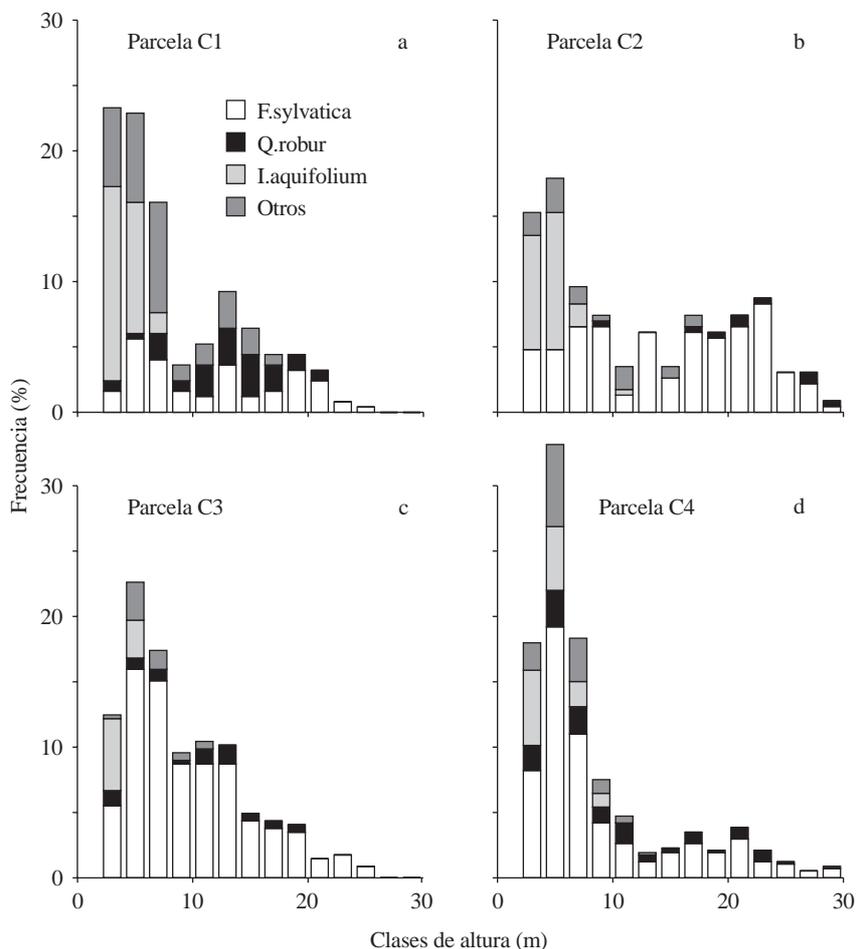


Fig. 4.—Distribuciones de frecuencia de altura total en clases de 2 m de amplitud para todos los árboles vivos con altura ≥ 2 m de las parcelas C1 (a), C2 (b), C3 (c) y C4 (d). Otros: como en la Tabla 1

En todas las parcelas, las distribuciones de diámetro de *F. sylvatica* se ajustan significativamente a los modelos potencial y exponencial. Únicamente se ajustan a una distribución de Weibull las distribuciones de diámetro de *F. sylvatica* correspondientes a las parcelas C1 y C2, con un parámetro de forma c menor que 1, indicativo de forma monotónica descendente (Tabla 2). Las distribuciones de diámetro de *F. sylvatica* de las parcelas C3 y C4 tienen una forma compuesta, consistente en una monotónica descendente muy pronunciada en las clases de diámetro pequeñas y una unimodal amplia en las clases de diámetro grandes (Figs. 3c y 3d).

Por lo general, *Q. robur* es frecuente en las clases de diámetro pequeñas y en las mayores, dominando claramente en estas últimas, y presenta una aparente deficiencia de representación en las clases intermedias (Fig. 3). Las distribuciones de diámetro de *Q. robur* se ajustan también a los modelos potencial, exponencial y a la distribución de Weibull, indicando todos ellos una forma predominante descendente (Tabla 2). *I. aquifolium* se encuentra confinado en todos los casos a las clases menores de diámetro y de altura, no superando los 20 cm de dap y los 12 m de altura total (Figs. 3 y 4). El resto de las especies (*S. atrocinerea*, *P. cordata*, *C. avellana*, *F. alnus* y *C. monogyna*) también se encuentran en las clases de tamaño pequeñas e intermedias, no superando los 35 cm de dap y los 18 m de altura (Figs. 3 y 4).

Tabla 2
Coefficientes de determinación obtenidos en los ajustes a los modelos potencial (POT), exponencial (EXP) y distribución de Weibull (WEI) para *F. sylvatica* y *Q. robur*

Especie	Parcela	r^2 Pot	r^2 Exp	r^2 Wei	c Wei
<i>Fagus sylvatica</i>	C1	0,72 **	0,60 **	0,90 ***	0,26
	C2	0,75 ***	0,83 ***	0,65 ***	0,43
	C3	0,85 ***	0,77 ***	—	—
	C4	0,85 ***	0,66 ***	—	—
<i>Quercus robur</i>	C1	0,36 *	0,53 **	0,11	0,79
	C3	0,52 *	0,35	0,49 *	0,55
	C4	0,62 ***	0,36 *	0,86 ***	0,17

Se indica además el valor del parámetro de forma c obtenido en los ajustes a la distribución de Weibull.
 * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Estructura de la edad

En todas las parcelas estudiadas se observa la existencia de dos momentos en la historia reciente del bosque en que se produjo el establecimiento masivo de árboles. Ambos momentos están separados por un intervalo de tiempo de unos 100 a 140 años con muy escasa regeneración, tanto para *F. sylvatica* como para *Q. robur* (Fig. 5). La inmensa mayoría de los *Q. robur* maduros tienen una edad de 200 a 240 años y los árboles jóvenes de esta especie tienen de 20 a 55 años. Para *F. sylvatica*, los árboles maduros tienen fundamentalmente entre 200 y 255 años mientras que los jóvenes presentan edades de 30 a 65 años, con un máximo en torno a los 50 años. En la parcela C2, la regeneración de *F. sylvatica* parece haber comenzado antes que en el resto de las parcelas, encontrándose regeneración continua de esta especie desde hace 100 años, con un máximo de establecimiento de nuevos árboles en torno a 60 años atrás (Fig. 5b).

La estructura espacial de la edad de *F. sylvatica* es diferente para las distintas parcelas estudiadas (Fig. 6). En las parcelas C1 y C2, los correlogramas para la edad de

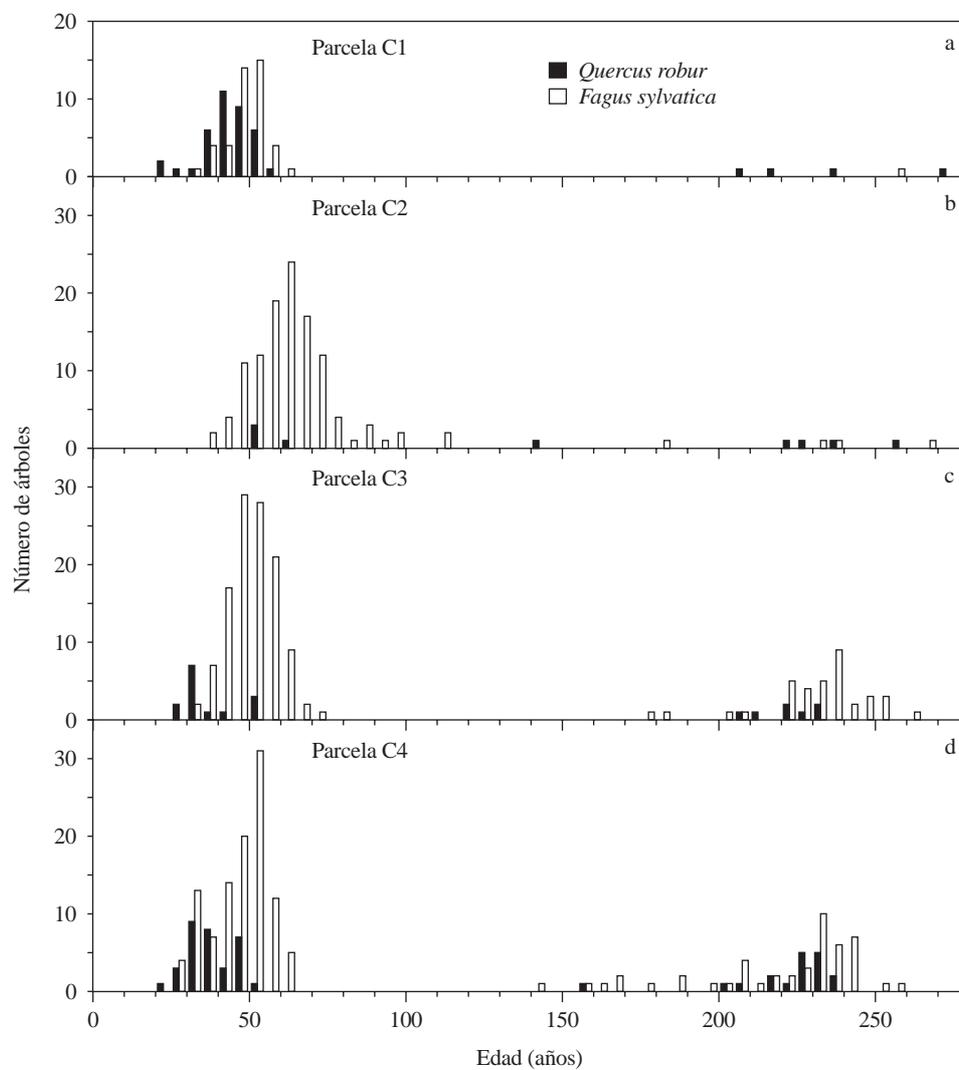


Fig. 5.—Distribuciones de edad en clases de 5 años, para *Q. robur* y *F. sylvatica* en las parcelas estudiadas en el monte de Caviedes, Cantabria. La estimación de la edad se ha realizado sobre testigos de madera extraídos de todos los árboles vivos con un dap ≥ 5 cm, a 20 cm de altura sobre el nivel del suelo

F. sylvatica no son significativos, por lo que las poblaciones de esta especie no tienen una estructura espacial definida (Figs. 6a y 6b). Por el contrario, en las parcelas C3 y C4 los correlogramas para la edad de *F. sylvatica* son altamente significativos y presentan una autocorrelación positiva significativa en las clases de distancias menores, hasta 10 m en la parcela C3 y hasta 20 m en la parcela C4, indicando la existencia de grupos de árboles con edad similar (Figs. 6c y 6d). El correlograma de *F. sylvatica* en la parcela C3, además de la autocorrelación positiva para distancia cortas, muestra autocorrelación negativa para largas distancias, desde 42,5 hasta 60 m. Esta estructura espacial en gradiente es indicativa del claro predominio de árboles maduros en una mitad de la parcela C3 y la abundancia de árboles jóvenes en la otra mitad de la parcela (Fig. 8a). En la parcela C4, la población de *F. sylvatica* presenta grandes grupos de árboles con edad similar, irregularmente distribuidos y espacialmente segregados (Fig. 8c), como se manifiesta en los tres picos de autocorrelación negativa significativa a distancias intermedias (30-37,5 m, 42,5-47,5 m y 50-55 m, Fig. 6d).

Sólo las poblaciones de *Q. robur* incluidas en las parcelas C1 y C4 presentan un número de individuos suficiente para poder analizar su estructura espacial de la edad. El correlograma de la edad para *Q. robur* en la parcela C1 es globalmente no significativo, mientras que en la parcela C4 es altamente significativo (Fig. 7). La población de *Q. ro-*

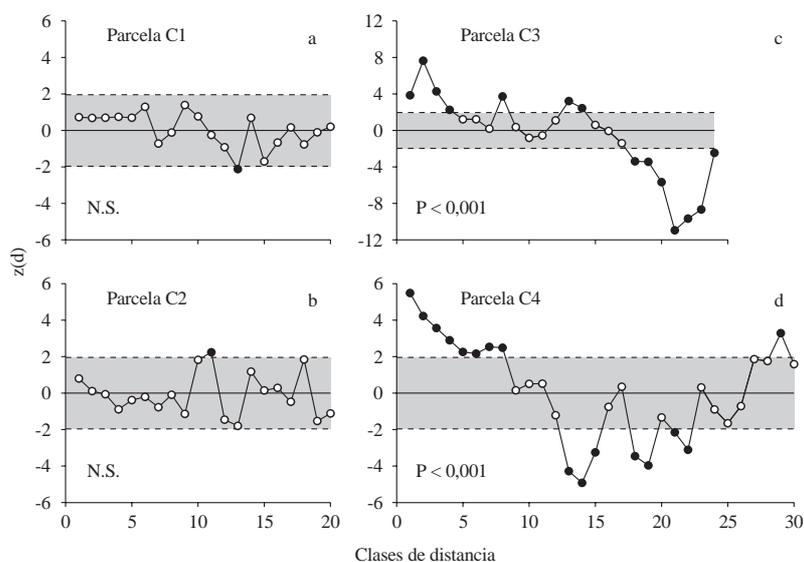


Fig. 6.—Correlogramas de la desviación normal estándar $z(d)$ del coeficiente I de Morán frente a clases de distancia de 2,5 m para la estructura espacial de las edades de *F. sylvatica* en las parcelas C1, C2, C3 y C4, monte de Caviedes, Cantabria. Se indica el nivel de significación global para cada uno de los correlogramas. N.S.: no significativo. Puntos sólidos: autocorrelación espacial significativa ($P < 0,05$)

bur en la parcela C4 se compone de grupos formados por árboles de edad similar, pero con edad distinta a la de grupos adyacentes, los cuales se encuentran replicados en el plano (Fig. 8b). Esta estructura espacial es sugerida por la forma del correlograma (Fig. 7b), con autocorrelación positiva a pequeñas y grandes distancias y autocorrelación negativa a distancias intermedias. La autocorrelación positiva significativa a pequeña escala espacial (0 a 10 m) indica similitud en la edad de los árboles incluidos en el mismo grupo. La autocorrelación negativa a escala espacial intermedia (22,5-30 m y 32,5-47,5 m) indica que, a esta escala espacial, son considerados vecinos árboles con edades muy distintas pertenecientes a grupos adyacentes. La autocorrelación positiva a grandes distancias (55-65 m) indica que, en este rango de distancias, son considerados vecinos árboles con edad similar, pero pertenecientes a grupos no adyacentes.

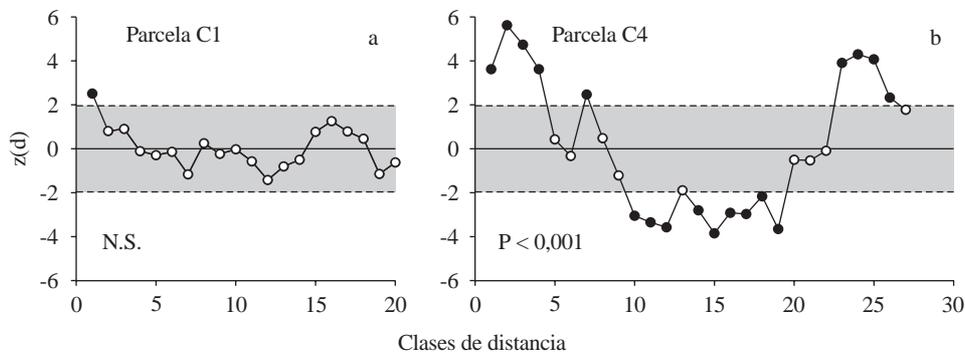


Fig. 7.—Correlogramas de la desviación normal estándar $z(d)$ del coeficiente I de Moran frente a clases de distancia de 2,5 m para la estructura espacial de las edades de *Q. robur* en las parcelas C1 y C4, monte de Caviedes, Cantabria. Se indica el nivel de significación global para cada uno de los correlogramas.

N.S.: no significativo. Puntos sólidos: autocorrelación espacial significativa ($P < 0,05$)

Patrones espaciales de la regeneración

Los árboles con edad inferior a 80 años muestran en todas las parcelas estudiadas un patrón espacial predominante en agregados (Fig. 9). Para *F. sylvatica* en las parcelas C1 y C2, este patrón de agregación es significativo a pequeña escala espacial, hasta distancias de 15 y 13 m, respectivamente, a partir de las cuales pasa a ser aleatorio. En las parcelas C3 y C4, el patrón espacial de los *F. sylvatica* jóvenes es de agregación para todo el rango de distancias estudiado, aunque la agregación es de mayor intensidad a pequeña escala espacial, entre 2,5 y 15 m (Fig. 9a). Los *Q. robur* con edad inferior a 80 años presentan un patrón significativo de agregación para distancias de 3 a 15 m en la parcela C1, de 5 a 7 m en la parcela C3 y para todo el rango de distancias estudiado en la parcela C4, siendo este patrón de mayor intensidad en esta última parcela (Fig. 9b).

Las parcelas C3 y C4 son las únicas de entre las cuatro estudiadas que presentan un número de árboles maduros suficiente como para poder analizar la interacción existente

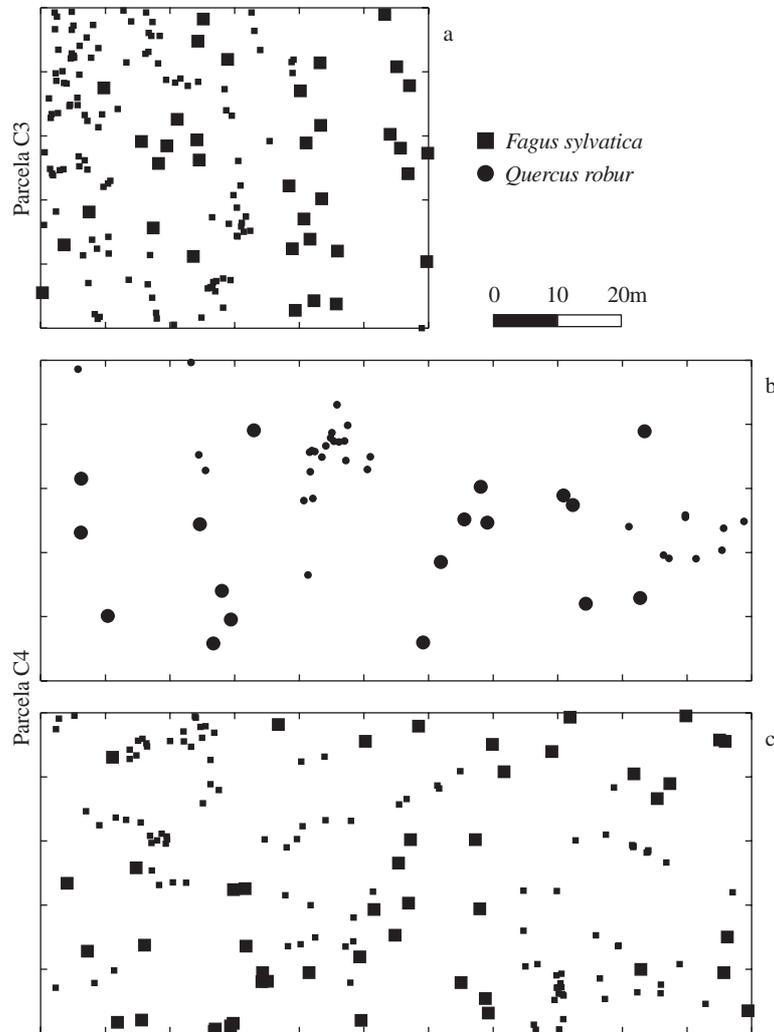


Fig. 8.—Disposición espacial de los árboles vivos con $dap \geq 5$ cm de *F. sylvatica* en las parcelas C3 y C4, y de *Q. robur* en la parcela C4. Se indican con símbolos de distinto tamaño los árboles pertenecientes a distinta clase de edad. Símbolos pequeños: edad < 80 años; símbolos grandes: edad > 150 años

entre los árboles jóvenes y los maduros. La interacción espacial existente entre los árboles maduros con edad superior a 150 años, y los *F. sylvatica* y *Q. robur* con edad inferior a 80 años en las parcelas C3 y C4 es, en general, de repulsión a pequeña escala espacial y de independencia a gran escala espacial (Fig. 10). Los *Q. robur* jóvenes presentan repulsión significativa respecto a todos los árboles maduros, hasta una distancia de 13 m en la

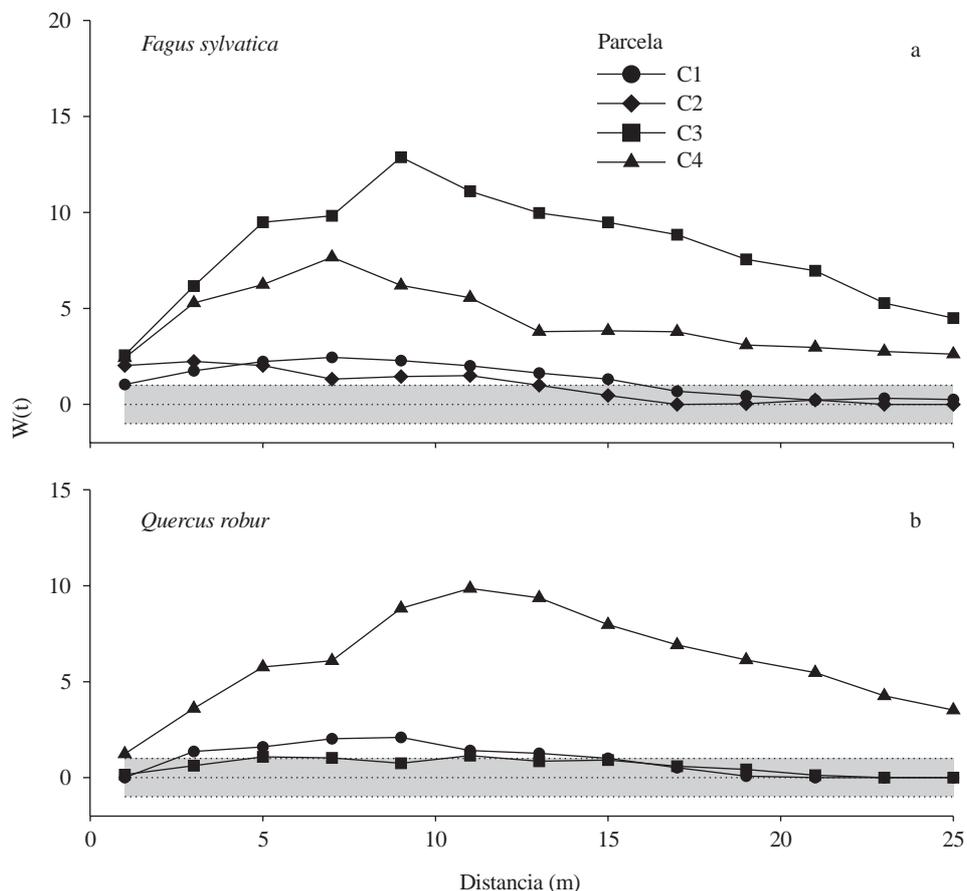


Fig. 9.-Patrones espaciales ($P < 0,05$) de los *F. sylvatica* y *Q. robur* menores de 80 años y con dap ≥ 2 cm, incluidos en cuatro parcelas estudiadas en el monte de Caviedes, Cantabria. Valores de $W(t)$ mayores que 1: patrón en agregados; entre -1 y 1: patrón aleatorio; menores que -1: patrón regular

parcela C3 (Fig. 10b) y de 20 m en C4 (Fig. 10d), mientras que respecto a los *Q. robur* maduros esta repulsión se produce hasta los 10 m en la parcela C4 (Fig. 10c). En relación a los árboles maduros de su propia especie, los *F. sylvatica* jóvenes presentan repulsión espacial significativa hasta una distancia de 16 m en la parcela C3 (Fig. 10e) y hasta 11 m en C4 (Fig. 10g), mientras que la repulsión respecto a los árboles maduros de cualquier especie se observa hasta los 5 m en la parcela C3 (Fig. 10f) y hasta los 10 m en C4 (Fig. 10h).

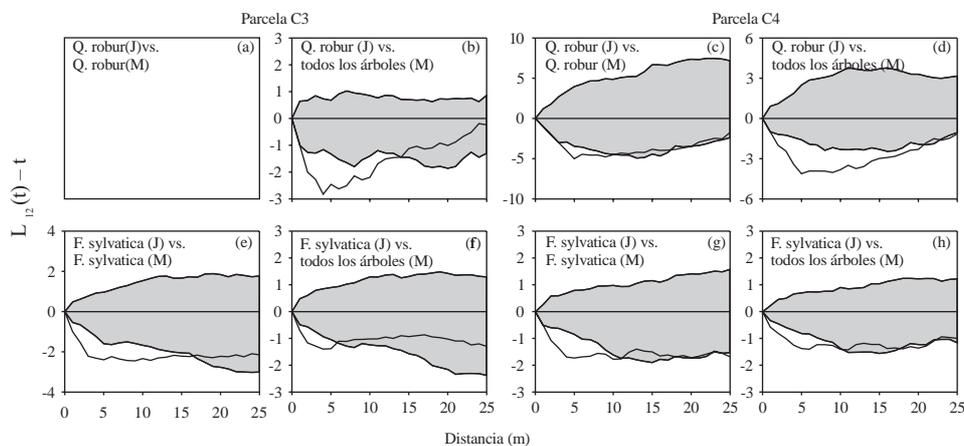


Fig. 10.—Interacción espacial ($P < 0,05$) entre los *Q. robur* y *F. sylvatica* jóvenes (J: menores de 80 años) y los árboles maduros (M: mayores de 150 años), en las parcelas C3 y C4, monte de Caviedes, Cantabria. Valores de la función $L_{12}(t)-t$ por debajo del área sombreada indican repulsión espacial

Relación entre el régimen de perturbación y la regeneración

En la parcela C3 se distinguieron varios períodos de liberación del crecimiento entre los años 1780 y 1985, los más importantes de los cuales tuvieron lugar durante los años 1880-84, 1925-34 y especialmente en 1955-59, período que incluye un porcentaje de muestras con liberaciones del crecimiento próximo al 40 % del total (Fig. 11a). Los períodos con reducción del crecimiento de los árboles maduros en la parcela C3 se extienden de forma continua desde el año 1800 hasta el 1964, encontrándose una gran proporción de muestras con crecimiento reducido desde el año 1855 hasta 1944 (Fig. 11b). El inicio del establecimiento de nuevos árboles ocurrió hacia mediados de la década de 1920, coincidiendo con el período de perturbación 1925-34, y con el comienzo de una tendencia descendente en el número de árboles con tasas de crecimiento reducidas. El período de liberaciones del crecimiento 1955-59 coincide con una disminución del establecimiento de *F. sylvatica* y con el inicio del establecimiento de *Q. robur* durante el presente siglo (Fig. 11c). Cinco años más tarde de que este período finalizase dejaron de registrarse tasas de crecimiento reducidas en las muestras analizadas, situación que se mantuvo durante al menos 15 años (Fig. 11b).

Durante el intervalo 1785-1985 tuvieron lugar diferentes fases de liberación del crecimiento radial en los árboles maduros de la parcela C4, registrándose una mayor proporción de muestras con liberaciones a lo largo de los períodos 1875-84, 1925-34 y 1975-79 (Fig. 12a). Los intervalos temporales en que se ha registrado una mayor frecuencia de supresiones del crecimiento en los árboles maduros de la parcela C4 fueron los períodos 1860-79 y 1895-1929 (Fig. 12b). En el intervalo 1875-84 tuvo lugar un incremento en el número de liberaciones del crecimiento coincidente con una disminución de la proporción de árboles con crecimiento restringido. La sincronía existente entre ambos fenómenos es

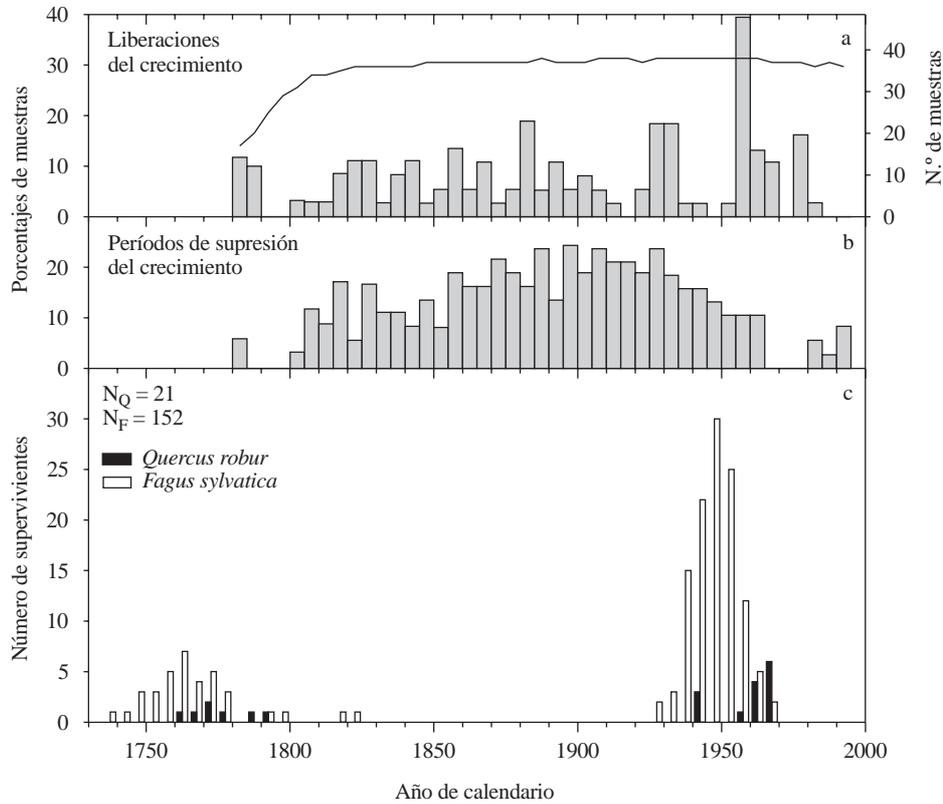


Fig. 11.—Porcentaje de muestras que presentan liberaciones del crecimiento y número de series analizadas procedentes de todos los árboles maduros que se encuentran en la parcela C3 (a). Porcentaje de muestras que presentan períodos de supresión del crecimiento radial en la parcela C3 (b). Distribuciones de edad de *Q. robur* y *F. sylvatica* en la parcela C3, obtenidas agrupando los árboles supervivientes en clases de edad de 5 años de amplitud (c)

indicativo de una significativa disminución en la densidad del dosel de la parcela C4 durante ese intervalo. Sin embargo, no existe establecimiento de nuevos árboles asociado con este evento. El comienzo del establecimiento de nuevos individuos en la parcela C4 durante el presente siglo está relacionado con una nueva coincidencia entre el aumento en la proporción de muestras con liberaciones del crecimiento (alcanzando valores superiores al 15%) y una brusca disminución de la proporción de muestras con supresión del crecimiento (desde más del 15% hasta aproximadamente el 5%). Esta coincidencia indicativa de una nueva disminución en la densidad del dosel de la parcela C4 tuvo lugar durante el período 1930-34, coincidiendo en efecto con el inicio del establecimiento de una nueva cohorte de *F. sylvatica* (Fig. 12).

DISCUSIÓN

En el bosque estudiado se distingue claramente la presencia de cuatro grupos de espe-

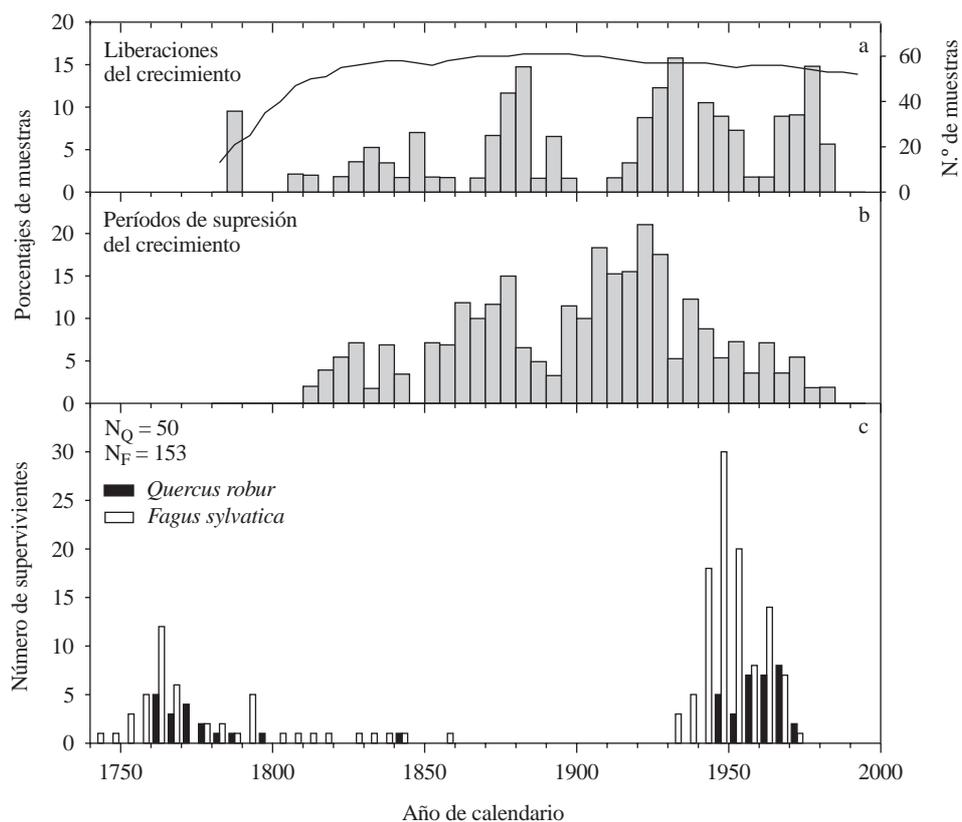


Fig. 12.—Porcentaje de muestras que presentan liberaciones del crecimiento y número de series analizadas procedentes de todos los árboles maduros que se encuentran en la parcela C4 (a). Porcentaje de muestras que presentan períodos de supresión del crecimiento radial en la parcela C4 (b). Distribuciones de edad de *Q. robur* y *F. sylvatica* en la parcela C4, obtenidas agrupando los árboles supervivientes en clases de edad de 5 años de amplitud (c)

cies funcionalmente distintas: (1) las especies intolerantes a la sombra y pioneras, *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata*, *Frangula alnus*, *Corylus avellana* y *Crataegus monogyna*, las cuales no superan los 35 cm de dap y los 18 m de altura. (2) Una especie tolerante a la sombra propia del sotobosque, como es *Ilex aquifolium*, siempre con menos de 20 cm de

dap y restringida a los estratos inferiores a 12 m de altura. (3) Una especie intolerante a la sombra y propia del dosel superior, *Quercus robur*, la cual alcanza diámetros máximos próximos a 130 cm y alturas de hasta 30 m. (4) *Fagus sylvatica*, una especie tolerante a la sombra y también dominante en el dosel superior, con un diámetro máximo de 75 cm y 30 m de altura máxima. Esta agrupación de las especies es muy similar a la obtenida en otros bosques templados (Masaki *et al.*, 1992; Yamamoto, 1996) y es una consecuencia de la coexistencia de especies con diferente tipo biológico y en distinto estado demográfico.

Cuando comparamos las ordenaciones de especies obtenidas en las cuatro parcelas estudiadas, es evidente el papel que juega *F. sylvatica* como determinante del estado de las restantes especies (Fig. 2). Así, en la parcela C1, en la cual *F. sylvatica* presenta una importancia inferior al 25 %, los diferentes grupos de especies se disponen ampliamente separados, mostrando una clara ordenación. En las parcelas C2 y C4, con una importancia de *F. sylvatica* próxima al 55 %, la ordenación de los distintos grupos de especies es muy similar, mientras que en la parcela C3, en la cual *F. sylvatica* representa el 70 % de la importancia total, únicamente se distinguen dos grupos: el haya por un lado y el resto de las especies íntimamente agrupadas por otro.

Las distribuciones de tamaño balanceadas de *F. sylvatica* y *Q. robur*, manifestadas en los significativos ajustes a las distribuciones potencial, exponencial o de Weibull monótonica descendente, deben ser interpretadas como el resultado de una combinación de dos procesos relacionados: (1) la regeneración discontinua ha producido dos cohortes claramente separadas, y (2) los procesos de autoatenuación dentro de cada una de las cohortes han condicionado la formación de una jerarquía de tamaños entre árboles de edad similar. Es decir, las estructuras de tamaños están en parte condicionadas por la existencia de dos cohortes principales y en parte por los efectos de la diferenciación de las tasas de crecimiento y mortalidad dentro de estas dos cohortes. Por lo tanto, la mayor abundancia de árboles pequeños debe ser interpretada como la existencia de individuos jóvenes y con pequeñas tasas de crecimiento, es decir, subordinados.

También la existencia de bimodalidades en las distribuciones de tamaño debe ser interpretada en este contexto. La bimodalidad existente dentro de la cohorte más reciente de *F. sylvatica* en las parcelas C1 y C2 tiene como origen la diferenciación de tasas de crecimiento entre individuos establecidos en espacio abierto, de forma que aparecen individuos dominantes en el dosel principal e individuos subordinados que se ven obligados a crecer bajo ese dosel, como se manifiesta también en la bimodalidad de sus distribuciones de altura total (Figs. 4a y 4b). Las distribuciones de diámetro compuestas son típicas de especies tolerantes a la sombra, las cuales presentan árboles dominantes en el dosel principal y árboles subordinados en niveles inferiores, como es el caso de especies de *Fagus* (Hara, 1983; Koop, Hilgen, 1987; Ohkubo *et al.*, 1988) o *Nothofagus*, tolerantes a la sombra (Veblen *et al.*, 1977, 1980; Stewart, Rose, 1990). Sin embargo, las distribuciones de tamaño compuestas de *F. sylvatica* en las parcelas C3 y C4 son el resultado de la existencia de dos cohortes que pueden ser separadas en función de su tamaño: la inmensa mayoría de los árboles con dap inferior a 25 cm tienen una edad menor que 80 años, mientras que los individuos con más de 25 cm de dap tienen predominantemente más de 140 años de edad. La cohorte más joven presenta una distribución de tamaños monótonica descendente, mientras que la cohorte de mayor edad presenta una distribución unimodal, de ahí la forma compuesta de la combinación de ambas. La evolución temporal de una distribución compuesta es hacia una monótonica descendente (Lorimer, Krug, 1983) al ir equipa-

rándose en tamaño cada vez mayor proporción de árboles de la cohorte reciente con los individuos de la cohorte de mayor edad.

El establecimiento de *Q. robur* y *F. sylvatica* en este bosque durante los últimos 270 años se ha producido de una forma notablemente discontinua tanto en el tiempo como en el espacio. En todas las distribuciones de edad obtenidas es patente la existencia de dos generaciones de árboles separadas por un período de 100 a 140 años con un nulo o muy escaso reclutamiento de nuevos individuos (Fig. 5). La ausencia de regeneración durante un intervalo tan prolongado puede deberse a la inexistencia de perturbaciones de suficiente importancia como para permitir el establecimiento de nuevas cohortes. Si se hubiesen sucedido una serie de perturbaciones de escasa importancia, el espacio liberado habría sido ocupado rápidamente por crecimiento lateral de los árboles supervivientes, impidiendo el establecimiento de nuevos individuos (Oliver, Larson, 1996). Pero esta interpretación es contraria a dos claras evidencias: (1) la ausencia de regeneración es patente tanto en parcelas con un dosel forestal bien desarrollado (parcelas C3 y C4) como en parcelas que incluyen unos pocos árboles maduros y gran cantidad de espacio abierto disponible (parcelas C1 y C2), iniciándose la regeneración de forma casi sincrónica en las cuatro parcelas. (2) Los períodos con ausencia de regeneración presentan importantes episodios de liberación del crecimiento, como es el caso del intervalo 1875-84 en la parcela C4, coincidente con una notable disminución en la proporción de árboles con crecimiento reducido, lo cual indica una importante reducción en la densidad del dosel (Fig. 12).

Así pues, es necesario acudir a otros factores independientes de la aparición de huecos en el dosel forestal para interpretar los patrones de regeneración de *F. sylvatica* y de *Q. robur* en el bosque de Caviades. La existencia de una elevada densidad de herbívoros domésticos durante el período de escaso establecimiento de árboles es una causa muy probable, para la explicación de este hecho. Experimentos de cercado han demostrado que la elevada presión ganadera imposibilita la regeneración del roble y otras especies, aún en condiciones sobradamente adecuadas para que ésta se produzca (Pigott, 1983). Esta interpretación parece muy probable ya que, aunque no existe un registro temporal del número de cabezas de ganado que pastaron en este bosque, se sabe que el volumen de leche producida en la zona litoral de Cantabria mediante ganadería intensiva pasó de unos 1.000 litros diarios en 1915 a 20.000 litros diarios en 1920. Este dato indica que en las primeras décadas del siglo XX la ganadería extensiva de la franja litoral de Cantabria fue sustituida en poco tiempo por ganadería intensiva basada en la raza Frisona. Por tanto, la elevada presión de pastoreo ejercida en los montes y bosques de la franja litoral principalmente mediante ganado vacuno de raza Tudanca disminuyó, centrándose la actividad ganadera en la producción intensiva de forraje y pastos. Sin duda, este cambio en el manejo del territorio tuvo gran repercusión en la dinámica de la vegetación de la zona litoral cantábrica, manifestada en el bosque de Caviades como el establecimiento de una nueva generación de árboles.

La ausencia de una estructura espacial reconocible en las poblaciones de *F. sylvatica* y de *Q. robur* de las parcelas C1 y C2 (Figs. 6 y 7) es indicativa del carácter coetáneo de estas poblaciones, formadas mayoritariamente por árboles con edad inferior a 70-80 años. En las parcelas C3 y C4, sin embargo, la existencia de un nutrido grupo de individuos mayores de 200 años, los cuales conforman un bien estructurado dosel principal, ha condicionado el establecimiento de los árboles jóvenes, restringiendo su regeneración a los espacios libres o con menor densidad del dosel. Dos estructuras espaciales de la edad características han sido distinguidas en las parcelas de bosque denso del monte de Caviades (Figs. 6, 7 y 8): un gradiente (*F. sylvatica* en la parcela C3) y grupos de árboles de edad

similar replicados en el espacio (*Q. robur* y *F. sylvatica* en la parcela C4). Ambos tipos indican la existencia de cohortes de árboles espacialmente segregadas (Legendre, Fortin, 1989).

En este bosque no existe una preferencia en el establecimiento de las especies estudiadas por un determinado tipo de sustrato o localización topográfica, como ocurre en otros tipos de bosques (Duncan, 1993). Sin embargo, la regeneración de *F. sylvatica* y *Q. robur* que ha tenido lugar en las parcelas C3 y C4 desde el año 1925 hasta la actualidad, se ha producido en *parches excluyendo a los adultos* (Hamill, Wright, 1986). Los patrones espaciales en agregados y la significativa repulsión espacial a pequeña escala respecto de los adultos de su misma especie son coherentes con esta conclusión. Un patrón similar, aunque con repulsión entre juveniles y adultos únicamente a escala espacial intermedia (9-11 m), fue constatado en una población de *Pinus uncinata* del límite superior del bosque en los Pirineos centrales (Camarero, Gutiérrez, 1999). Los árboles jóvenes de ambas especies estudiadas en el bosque de Caviedes, *Q. robur* y *F. sylvatica*, muestran además una clara repulsión espacial con respecto a todos los árboles adultos en las parcelas C3 y C4, lo cual indica que ambas especies presentan un tipo de regeneración *en fase de claro*. Pero la escala espacial en que tiene lugar la repulsión y su intensidad máxima son superiores en el caso de *Q. robur*, indicando que el tamaño de los huecos que requieren los juveniles de esta especie para su establecimiento es mayor que en el caso de *F. sylvatica*. La ratificación de esta conclusión se obtiene comprobando que únicamente encontramos árboles jóvenes de *Q. robur* en espacios abiertos o, en menor número, junto a árboles muertos y tocones, siendo prácticamente nulo el número de juveniles de esta especie que encontramos cerca de los árboles vivos maduros.

Los resultados de los análisis espaciales son coherentes con la ecofisiología de ambas especies. *F. sylvatica* es una especie tolerante a la sombra, requiere luz filtrada para su germinación y sombra en la fase juvenil (Rameau *et al.*, 1989). Tiene un buen establecimiento de plántulas bajo un 50 % de cobertura de las copas y reducción del crecimiento cuando la cobertura supera el 75 %, llegando a sobrevivir hasta 5 años con tan sólo un 2 % de la luz del día (Peters, 1992). Por el contrario, *Q. robur* es una especie intolerante que requiere luz directa o poco filtrada para su germinación y crecimiento en la fase juvenil (Rameau *et al.*, 1989). Las diferencias en el crecimiento de plántulas de *F. sylvatica* y *Q. robur* en relación con la densidad del dosel son notables. Así, el crecimiento de *Q. robur* está limitado por la intensidad de la luz, ya que bajo dosel se produce inhibición, independientemente del grado de cobertura, con crecimientos máximos en terreno abierto (Gemmell *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 (Gemmell *et al.*, 1996). Por tanto, el nicho de regeneración de *Q. robur* está relegado a los espacios abiertos y huecos del dosel, mientras que *F. sylvatica* puede establecerse bajo una amplia gama de condiciones.

En su dimensión temporal, el establecimiento de nuevos árboles y la aparición de huecos en el dosel parecen estar relacionados, como indican los patrones de liberación del crecimiento radial observados en los árboles maduros. Aunque esta relación es poco evidente en el período 1780-1900 debido al escaso número de árboles que se establecieron en esta época y/o sobrevivieron hasta la actualidad, es bastante más acusada durante el presente siglo, con una regeneración y/o supervivencia mucho más abundantes. El episodio de liberación del crecimiento ocurrido en las parcelas C3 y C4 durante los años

1920-30 tuvo como consecuencia una disminución en la proporción de testigos que muestran supresiones del crecimiento radial (Figs. 11 y 12). Probablemente esto implicó una disminución generalizada de la densidad del arbolado en ambas parcelas durante esa época, bien por perturbaciones naturales o bien por un raleo artificial del bosque.

Entre 5 a 10 años más tarde, coincidiendo con una importante reducción de la cabaña ganadera que pastaba en este bosque, comenzó el establecimiento de la nueva generación de *F. sylvatica*, haciéndose cada vez más abundante, hasta alcanzar su máximo en la segunda mitad de los años 1940. La regeneración de *Q. robur*, sin embargo, parece estar relacionada con la posterior aparición de nuevas liberaciones y la disminución de la frecuencia de supresiones en el crecimiento de los árboles maduros, como son las que comenzaron hacia 1955 en la parcela C3 y hacia 1943 en la parcela C4. Ambas fechas coinciden con el inicio del establecimiento de nuevos robles de forma casi inmediata. Así pues, la regeneración de *F. sylvatica* y de *Q. robur* está relacionada en el tiempo con la historia del dosel forestal durante el presente siglo, presentando un patrón muy similar en las parcelas C3 y C4, dependiente de la secuencia de perturbaciones de cada parcela.

Sin embargo, la relación espacial existente entre la regeneración de *F. sylvatica* y *Q. robur* y los árboles maduros en el bosque de Caviades no indica una conexión clara entre la aparición de liberaciones del crecimiento y el establecimiento de nuevos árboles. Parece ser que las liberaciones del crecimiento no están asociadas con la apertura de grandes huecos y que la regeneración de ambas especies fue abundante en huecos del dosel pre-existentes en lugar de en claros recientemente formados. La correspondencia espacial entre regeneración y perturbación no es evidente, pues los nuevos individuos no se encuentran asociados a árboles maduros que presentan liberaciones en el crecimiento. Una posible explicación es que las perturbaciones ocurridas fuesen de escasa entidad y no supusieran una liberación de espacio suficiente para que la regeneración se produjese asociada a la misma.

Puesto que no existen otros trabajos de investigación sobre dinámica forestal en bosques de la cornisa cantábrica, no es posible realizar un análisis comparativo entre las estructuras de edad y el régimen de perturbación observados en el monte de Caviades y los existentes en otros bosques de características similares. Podemos pues plantearnos cuestiones como: ¿en qué medida este tipo de estructuras de edad es propio de la región y está supeditado a un antiguo régimen de ganadería extensiva?, ¿el establecimiento de árboles coincide con un cambio en la utilización del territorio, y qué importancia ha tenido en la dinámica de los bosques de la región?, ¿cuál es la intensidad de pastoreo que soportan otros bosques cantábricos que se encuentran actualmente en las fases de ausencia de regeneración o de inicio de la misma? El análisis de la estructura y dinámica de bosques afines al de Caviades permitiría matizar o complementar los resultados que se han obtenido en este trabajo en cuanto a los patrones de regeneración de las especies *Quercus robur* y *Fagus sylvatica*, aportando una visión menos local y procurando un conocimiento más general sobre la renovación natural del arbolado en los bosques de la cornisa cantábrica.

CONCLUSIONES

El bosque estudiado está compuesto por grupos de especies leñosas funcionalmente distintas. Las especies dominantes *Fagus sylvatica* y *Quercus robur*, tolerante e intoleran-

te a la sombra respectivamente, constituyen el dosel forestal principal. *Ilex aquifolium*, especie nemoral tolerante a la sombra, se encuentra en los estratos inferiores del bosque, mientras que el conjunto de especies *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata*, *Frangula alnus*, *Corylus avellana* y *Crataegus monogyna* presentan características de oportunistas y pioneras. Las dos especies de árboles dominantes presentan distribuciones de diámetro balanceadas, sugiriendo una estructura en equilibrio de las poblaciones.

A lo largo de los últimos 270 años, la regeneración de *F. sylvatica* y *Q. robur* se ha producido de forma discontinua en el tiempo y en el espacio. Las distribuciones de edad de todas las poblaciones estudiadas muestran la existencia de dos generaciones de árboles separadas por un período de 100-140 años, en el cual no existió establecimiento de nuevos árboles. La causa de este hiato sin regeneración parece ser el intenso aprovechamiento ganadero del bosque durante ese período. El establecimiento de nuevos individuos coincide con un evento de perturbación y disminución en la densidad del dosel forestal y es sincrónico con la generalización de la ganadería intensiva en la cornisa cantábrica.

El establecimiento de nuevos árboles se produjo en todos los casos estudiados en agregados y de forma espacialmente segregada respecto a los árboles maduros, comenzando casi sincrónicamente en todas las parcelas en la década de 1930. En las parcelas que presentan un dosel bien desarrollado, la regeneración coincidió con períodos en que se registraron un aumento en la frecuencia de liberaciones del crecimiento y una disminución en la frecuencia de árboles con crecimiento reducido. La sincronía con que se produjo la regeneración en todas las parcelas estudiadas es coincidente con un cambio generalizado en la ganadería de la cornisa cantábrica, la cual pasó de un régimen de pastoreo extensivo en montes y bosques, a un régimen intensivo de producción pascícola y forrajera. Así pues, la existencia de espacios abiertos y huecos en el dosel forestal, combinado con una drástica reducción de la presión ganadera en este bosque, permitió el establecimiento de una nueva generación de árboles.

Los resultados obtenidos tienen implicaciones prácticas en la recuperación y gestión de bosques naturales, en los cuales la aplicación de marcos de plantación similares a los usados en repoblaciones destinadas a la producción no tienen sentido. La legislación española referente a la restauración o creación de ecosistemas forestales permanentes con especies autóctonas, incluidas *Q. robur* y *F. sylvatica*, recomienda diseños de plantación con espaciamiento regular (Real Decreto 152/1996, de 2 de febrero. RCL 1996, 585), lo cual es contrario a la estructura y dinámica naturales del bosque. Los marcos de plantación regulares son adecuados para la producción silvícola, por garantizar una máxima área aprovechable para cada árbol, con una mínima interferencia con sus vecinos. Sin embargo, en los bosques naturales es necesario aplicar diseños acordes con la heterogeneidad estructural y ambiental propia de los mismos. La investigación de los procesos naturales proporciona las bases necesarias para realizar una gestión racional, introduciendo nuevos esquemas conceptuales complementarios a los exclusivamente orientados hacia la producción.

AGRADECIMIENTOS

Carlos LeQuesne proporcionó provechosas sugerencias referentes al muestreo estructural y al análisis dendrocronológico. Richard Duncan aportó desinteresadamente sus programas informáticos de análisis espacial. 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, José María Para y Elías González facilitaron valiosa información sobre la historia y el manejo del bosque de Caviedes.

SUMMARY

Structure and regeneration patterns of pedunculate oak and European beech in an old-growth lowland forest in Cantabria, Spain

The composition and structure of four stands of old-growth forest located in the Cantabrian lowlands, were described. The regeneration patterns of the dominant tree species as well as their relationships with the forest history were analysed. Age distributions and canopy history were reconstructed by using dendroecological techniques, and the spatial dimension of tree regeneration was studied by quantitative spatial analysis.

The forest under study is composed of two dominant tree species, *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L., along with a shade-tolerant understory tree (*Ilex aquifolium* L.) and a group of five pioneer species. Both dominant species showed balanced populations, with monotonic-descendent or compound diameter distributions. All tree populations under study comprised two cohorts: young trees 20-70 years old and mature trees 155-260 years old. Both cohorts were separated by a period of 100-140 years lacking regeneration. *F. sylvatica* and *Q. robur* establishment showed a significant clumped pattern, with a significant repulsion from adult trees at a small spatial scale. The recruitment of *Q. robur* took place mainly in open space and canopy gaps, while the main limiting factor for *F. sylvatica* regeneration was the presence of mature trees of their own species. Tree establishment along the 20th century started in the 1930s, coinciding with a disturbance period, a reduction in forest density, and a decrease in grazing intensity.

Key words: forest dynamics, size and age structures, spatial autocorrelation, spatial pattern, dendroecology, disturbance

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS M.D., ORWIG D.A., 1995. A 300-year history of disturbance and canopy recruitment for co-occurring white pine and hemlock on the Allegheny Plateau, USA. *J. Ecol.* 84, 353-363.
- ÅGREN J., ZACKRISSON O., 1990. Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden. *J. Ecol.* 78, 1049-1062.
- ALLUE J.L., 1990. Atlas fitoclimático de España. MAPA, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Madrid, 221 pp.
- CAMARERO J.J., GUTIÉRREZ E., 1999. Patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales). *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* 8, 171-205.
- CLIFF A.D., ORD J.K., 1981. *Spatial Processes: Models and Applications*. Pion, London, 266 pp.
- CONDES S., MARTÍNEZ-MILLÁN J., 1998. Comparación entre los índices de distribución espacial de árboles más usados en el ámbito forestal. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* 7, 173-187.
- COTTAM G., CURTIS J.T., 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37, 451-460.
- CRAWLEY M.J., LONG C.R., 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J. Ecol.* 83, 683-696.
- DE BONA C., 1881. Memoria sobre la explotación de los robles por la Marina en la Provincia de Santander. Gaceta de los Caminos de Hierro, Madrid, 128 pp.
- DÍAZ T.E., FERNÁNDEZ PRIETO J.A., 1994. La vegetación de Asturias. *Itinera Geobot.* 8, 243-528.
- DUNCAN R.P., 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *J. Ecol.* 81, 403-416.
- DUNCAN R.P., STEWART G.H., 1991. The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Can. J. For. Res.* 21, 1703-1710.
- FRELICH L.E., GRAUMLICH L.J., 1994. Age-class distribution and spatial patterns in an old-growth hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 24, 1939-1947.

- 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 For.* 12, 141-161.
- GLITZENSTEIN J.S., HARCOTBE P.A., STRENG D.R., 1986. Disturbance, succession, and maintenance of species diversity in an east Texas forest. *Ecol. Monogr.* 56, 243-258.
- GUIZIÁN F., CARBALLAS T., DÍAZ-FIERROS F., PLATA M., 1985. Suelos naturales de Cantabria. CSIC, Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia, Santiago de Compostela, 125 pp.
- HAASE P., 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: Introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* 6, 575-582.
- HAMILL D.N., WRIGHT S.J., 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology* 67, 952-957.
- HARA M., 1983. A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. *Ecol. Rev.* 20, 115-129.
- HOLMES R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 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., ORLOCI L., 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67, 919-928.
- KOOP H., HILGEN P., 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *For. Ecol. Manage.* 20, 135-150.
- KRUSIC P.J., HOLMES R.L., KING J.C., 1996. MEDIR version 1.13 measurement program. En: The International Tree-Ring Data Bank Program Library Version 2.0 User's Manual. Grissino-Mayer, R.L., Holmes, R.L., Fritts, H.C., eds. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, pp. 18-20.
- LEGENDRE P., 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology* 74, 1659-1673.
- LEGENDRE P., FORTIN M.J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80, 107-138.
- 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., FRELICH L.E., 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Can. J. For. Res.* 19, 651-663.
- LORIMER C.G., KRUG A.G., 1983. Diameter distributions in even-aged stands of shade-tolerant and midtolerant tree species. *Am. Midl. Nat.* 109, 331-345.
- LOTWICK H.W., SILVERMAN B.W., 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *J. Royal Stat. Soc. B* 44, 406-413.
- LUSK C., OGDEN J., 1992. Age structure and dynamics of a podocarp-broadleaf forest in Tongariro National Park, New Zealand. *J. Ecol.* 80, 379-393.
- MASAKI T., SUZUKI W., NIYAMA K., IIDA S., TANAKA H., NAKASHIZUKA T., 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98, 97-111.
- MOEUR M., 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *For. Sci.* 39, 756-775.
- NORTON D.A., PALMER J.G., OGDEN J., 1987. Dendroecological studies in New Zealand I. An evaluation of tree age estimates based on increment cores. *New Zeal. J. Bot.* 25, 373-383.
- NOWACKI G.J., ABRAMS M.D., 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecol. Monogr.* 67, 225-249.
- OHKUBO T., KAJI M., HAMAYA T., 1988. Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, Central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecol. Res.* 3, 101-116.
- OLIVER C.D., LARSON B.C., 1996. *Forest Stand Dynamics*. Update Edition. Wiley & Sons, New York, 520 pp.
- PARSHALL T., 1995. Canopy mortality and stand-scale change in a northern hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 25, 1466-1478.
- PETERS R., 1992. Ecology of beech forests in the northern hemisphere. PhD thesis, Landbouwniversiteit Wageningen, The Netherlands, 125 pp.
- PIGOTT C.D., 1983. Regeneration of oak-birch woodland following exclusion of sheep. *J. Ecol.* 71, 629-646.
- RAMEAU J.C., MANSION D., DUME G., 1989. Flore Forestière Française. I plaines et collines. Institut pour le Développement Forestier, Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, 1785 pp.
- RIPLEY B.D., 1977. Modelling spatial patterns. *J. Royal Stat. Soc. 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, Oviedo, 152 pp.

- RUNKLE J.R., 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63, 1533-1546.
- RUNKLE J.R., 1985. Disturbance regimes in temperate forests. En: *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Pickett, S.T.A., White, P.S., eds. Academic Press, Orlando, pp. 17-33.
- 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. University of Chicago Press, Chicago, 73 pp.
- SWETNAM T.W., THOMPSON M.A., SUTHERLAND E.K., 1988. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated tree. USDA Forest Service, Agriculture Handbook No. 639, 39 pp.
- SZWAGRZYK J., 1990. Natural regeneration of forest related to the spatial structure of trees: A study of two forest communities in Western Carpathians, southern Poland. *Vegetatio* 89, 11-22.
- TAYLOR A.H., QIN Z., 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *J. Ecol.* 76, 1204-1218.
- TÜXEN R., OBERDORFER E., 1958. Die Pflanzenwelt Spaniens. II teil. Eurosibirische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens. Veröff. Geobot. Institut. Rübel 39, 172-212.
- UPTON G.J., FINGLETON B., 1985. Spatial data analysis by example. Vol. 1. Point pattern and quantitative data. Wiley & Sons, New York, 410 pp.
- VEBLEN T.T., 1989. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70, 541-543.
- VEBLEN T.T., 1992. Regeneration dynamics. En: *Plant Succession: Theory and Prediction*. Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T., eds. Chapman & Hall, London, pp. 152-187.
- VEBLEN T.T., ASHTON D.H., SCHLEGEL F.M., VEBLEN A.T., 1977. Distribution and dominance of species in the understorey of a mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forest in south-central Chile. *J. Ecol.* 65, 815-830.
- VEBLEN T.T., SCHLEGEL F.M., ESCOBAR B., 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *J. Ecol.* 68, 1-31.
- VILLEGAS R., 1953. Repoblaciones de eucalipto y pino insigne en el Norte de España. Servicio de Publicaciones, Escuela Especial de Ingenieros de Montes, Madrid, 235 pp.
- WARD J.S., PARKER G.R., 1989. Spatial dispersion of woody regeneration in an old-growth forest. *Ecology* 70, 1279-1285.
- YAMAMOTO S., 1996. Gap regeneration of major tree species in different forest types of Japan. *Vegetatio* 127, 203-213.