

Reconstrucción de la historia de un abedular-hayedo

(Reconstruction of the history of a birch and beech forest)

Herrera, Javier; Olano, José Miguel; Laskurain, Nere
Amaia; Loidi, Javier

Univ. del País Vasco. Fac. de Ciencias. Laboratorio de Botánica.
Apdo. 644 - 48080 Bilbao

Escudero, Adrián

Univ. Politécnica de Madrid. EVIT Agrícola. Dpto. de Biología
Vegetal. 28040 Madrid

BIBLID [1137-8603 (2002), 17; 111-132]

Recep.: 99.12.15

Acep.: 01.08.24

Pago eta urkien hazkuntza-eraztunak aztertuz, Urkiolako urkidi-pagadi gazte baten historiaren berreirakuntza burutu da. Zuhaitz bakoitzaren adina eta kanpo-perturbazioak datatu ziren. Jatorrizko basoa 40. hamarkadaren bukaeran moztu zen Pinus radiata-ren landaketa bat egiteko asmoz. Landaketa hau 21 ute inguru iraun zuen eta seguraski nahikoa irregularra izan zen. Ondorioz, jatorrizko espezie ugari sortu eta garatu dira.

Giltza-Hitzak: Urteko hazkuntza eraztunak. Dendroekologia. Baso-sabaian perturbazioak. Hazkuntza Aldaketa ren Portzentaia. Segida sekundarioa. Betula celtiberica. Fagus sylvatica. Pinus radiata.

Mediante el análisis de los anillos de crecimiento anual de hayas y abedules, se ha reconstruido la historia de un joven abedular-hayedo en el Parque Natural de Urkiola. Se dató la edad de cada árbol así como las perturbaciones externas que tuvieron lugar. El bosque original fue talado a finales de los cuarenta con la finalidad de realizar una plantación de Pinus radiata. Ésta duró unos 21 años y debió ser muy irregular; lo que habría permitido el establecimiento y desarrollo de diversas especies autóctonas.

Palabras Clave: Anillos de crecimiento anual. Dendroecología. Perturbaciones en el dosel arbóreo. Porcentaje de Cambio de Crecimiento. Sucesión secundaria. Betula celtiberica. Fagus sylvatica. Pinus radiata.

En utilisant l'analyse des cerne de croissance annuelle de boeaux et hêtres, on a reconstruit l'histoire d'un bois dans le Parc Naturel d'Urkiola (Bizkaia-Araba). On a daté l'age de chaque arbre ainsi que les perturbations externes qu'on a eu lieu. Le bois original a été abattu à la fin des années quarante avec le but de réaliser une plantation de Pinus radiata. Cette plantation c'est prolongée pendant 21 années et peut-être de forme irrégulière. Ça aurait permit l'établissement et de développement de plusieurs espèces autochtones.

Mots Clés: Cernes de croissance annuelle. Dendroécologie. Perturbaciones sur le estrate arborée. Pourcentage de change de croissance. Succession secondaire. Betula celtiberica. Fagus sylvatica. Pinus radiata.

1. INTRODUCCIÓN

La *dendrocronología* (estudio de los anillos de crecimiento radial anual de las plantas leñosas), se viene utilizando desde principios de siglo en relación con el clima y las dataciones arqueológicas (Stokes & Smiley 1968, Fritts 1976). Durante los últimos años, también la ecología se viene sirviendo de esta útil herramienta para dilucidar temas relacionados con el ambiente y su influencia en el crecimiento de las especies leñosas, así como la historia y desarrollo de los bosques (Henry & Swan 1974, Fritts & Swetnam 1989, St-Pierre, Gagnon & Bellefleur 1992, Cho & Boerner 1995, Östlund & Linderson 1995, Kelly & Larson 1997). Estos estudios se incluyen dentro de la denominada *dendroecología*, subdisciplina de la dendrocronología.

Mediante el estudio de los cambios repentinos en el crecimiento junto con el conocimiento de los patrones de regeneración de un bosque es posible reconstruir la historia de las perturbaciones en el dosel arbóreo de un bosque. El análisis de los establecimientos nos permite conocer la sincronía o asincronía de las cohortes, ya que una cohorte de árboles establecidos tras una gran perturbación, como puede ser la tala completa de un bosque o un fuego (Sirois & Payette 1989), muestra sincronía en sus establecimientos (Cho & Boerner 1995) y, por el contrario, un grupo de árboles que se establecen y se desarrollan bajo un régimen de perturbaciones dominado por pequeñas cortas o caídas naturales de árboles presenta muy poca o ninguna sincronía (Canham 1990).

Este estudio forma parte de un proyecto de investigación más amplio, en el cual se persigue el conocimiento de los factores y procesos que determinan el remplazamiento de las especies arbóreas durante la sucesión secundaria, una información muy valiosa para la gestión forestal en cuanto a la protección de bosques autóctonos y al intento de regenerar los bosques naturales maduros a partir de prebosques o bosques secundarios. Actualmente se analizan, entre otros aspectos, la lluvia de semillas, el reclutamiento, el patrón espacial de las especies arbóreas y el banco de semillas. Mediante la información contenida en los anillos de crecimiento se intenta reconstruir la historia del bosque, contextualizando así su dinámica actual. Para dicha reconstrucción nos propusimos esclarecer las siguientes cuestiones:

- Cuándo y en qué condiciones se instalaron los abedules (de carácter pionero) y las hayas (de carácter climácico) actuales. Hemos elegido estas especies por ser las más abundantes.
- Cuál ha sido la relación entre ambas y si es plausible la hipótesis inicial de que el haya, con el tiempo, aventaja al abedul en la disputa por los recursos.
- Cuál ha sido la influencia de una explotación anterior de pino en la evolución posterior del bosque (años atrás hubo una plantación de pino, tal y como parece indicarlo la presencia de numerosos tocones de diámetro similar y algn que otro pie vivo).

2. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio

El área de estudio está ubicada dentro del Parque Natural de Urkiola (Bizkaia-Araba). En términos generales el clima de la zona es templado oceánico caracterizándose por su suavidad, con un invierno templado y un verano cálido. Las precipitaciones son bastante elevadas con una media anual de 1.655 l/m² para el Puerto de Urkiola (737 m). Las lluvias proceden principalmente del noroeste con un máximo en noviembre, diciembre, enero y otro en marzo-abril, los meses estivales registran los mínimos pluviométricos.

Estas condiciones climáticas otorgan a la zona de estudio un ombroclima hiperhúmedo, el termotipo va desde el colino hasta el montano¹.

Biogeográficamente el territorio se halla incluido en su totalidad en el subsector Santanderino-Vizcaíno incluido en el sector Cántabro-Euskaldun de la Provincia Cántabro-Atlántica dentro de la Región Eurosiberiana (Loidi et al. 1997a).

El bosque seleccionado, conocido como Txupitaspe, se ubica en una elevación aislada situada entre la sierra de Eskubaratz y la sierra de Anboto-Alluitz. Se encuentra cercano al puerto de Urkiola, en un paraje conocido como Txakurzulo. Tiene una superficie de dos hectáreas, cuya altitud va desde los 500 a los 600 metros. La parcela estudiada tiene una fuerte pendiente que oscila 21 y 38° cuya orientación es Noreste. El substrato rocoso está conformado por roca arenisca. Por su exposición Noreste y el substrato ácido, la vegetación potencial sería el hayedo acidófilo, aunque está en el límite con la zona de vegetación potencial de robledal.

En cuanto a su composición florística se trata de un bosque excepcionalmente diverso. Está dominado por el abedul (*Betula celtiberica*) con una densidad de 343 Pies/ Ha (38% de los pies vivos) y, en menor medida, por el haya (*Fagus sylvatica*) con una densidad de 223 Pies/ Ha, es decir, el 25% de los pies vivos (Laskurain et al. 1998). Ambas están acompañadas por un gran número de especies arbóreas: Roble (*Quercus robur*), melojo (*Q. pyrenaica*), roble albar (*Q. petraea*) así como numerosos híbridos entre ellos; castaño (*Castanea sativa*), cerezo silvestre (*Prunus avium*), encina (*Quercus ilex*), álamo temblón (*Populus tremula*), sauce (*Salix atrocinerea*), arce (*Acer pseudoplatanus*), aliso (*Alnus glutinosa*), serval (*Sorbus aucuparia*), mostajo (*Sorbus aria*) y pino de Monterey (*Pinus radiata*).

Bajo el dosel arbóreo aparecen dos estratos arbustivos: un estrato arbustivo alto formado por avellano (*Corylus avellana*), brezo blanco (*Erica arborea*), peral silvestre (*Pyrus cordata*), acebo (*Ilex aquifolium*), arraclán (*Frangula alnus*), y espino albar (*Crataegus monogyna*); y un estrato bajo formado por arándano (*Vaccinium myrtillus*), zarza (*Rubus sp.*), daboecia

1. Terminología seguida de Rivas-Martínez (1990)

(*Daboecia cantabrica*), brezo (*Evagans*), brecina (*Calluna vulgaris*), androsemo (*Hypericum androsaemum*), madreselva (*Lonicera periclymenum*), hiedra (*Hedera helix*) y nueza negra (*Tamus communis*).

El estrato herbáceo está dominado por especies características de bosques acidófilos, relacionado especialmente con los robledales de *Quercetalia roboris*: *Agrostis capillaris*, *Anthoxantum odoratum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex pilulifera*, *Conopodium majus*, *Deschampsia flexuosa*, *Erythronium dens-canis*, *Euphorbia dulcis*, *Holcus mollis*, *Hypericum pulchrum*, *Oxalis acetosella*, *Ranunculus tuberosus*, *Viola gr. sylvatica*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris affinis*, *Dryopteris filix-mas*... a las que acompañan especies de claros forestales y zonas abiertas como: *Brachypodium pinnatum*, *Digitalis purpurea*, *Luzula campestris*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Solidago virga-aurea*, *Teucrium scorodonia*...

Desde el punto de vista fitosociológico el bosque se encontraría en una etapa de transición entre *Salici atrocinereae-Betuletum celtibericae*, asociación descrita recientemente (Loidi et al. 1997b) que reúne bosques secundarios de abedules y sauces; y la asociación del hayedo acidófilo *Saxifrago hirsutae-Fagetum sylvaticae*

En las zonas de grandes claros aparece la comunidad de manto forestal *Pteridio aquilini-Ericetum arboreae*², mientras que aprovechando los pequeños claros, abiertos por la caída reciente de un árbol, se desarrolla, a favor del incremento súbito de luz y materia orgánica, una comunidad dominada por *Digitalis purpurea*.

2.2. Obtención y preparación de las muestras

Se seleccionaron las especies *Betula celtiberica* y *Fagus sylvatica* como objeto de estudio por su abundancia y su presumible importancia en el proceso de sucesión.

Para intentar separar de alguna manera las clases de edades, fueron elegidas las siguientes clases diamétricas: Clase 1, de 5 a 15 cm.; Clase 2, de 15 a 25 cm.; Clase 3, de 25 a 35 cm.; y clase X, con diámetro mayor a 35 cm. Se extrajeron 15 muestras para cada clase diamétrica y especie, exceptuando la clase X para la cual se tomaron todos los individuos, resultando un número menor de 15 muestras para las dos especies.

Las muestras desde su obtención en el bosque hasta la medición y conteo de los anillos siguen una serie de procesos: Barrenado, transporte, montaje en soportes, lijado y tinción. Para el barrenado se utilizó una barrena Hagloss. Se extrajo un testigo³ por individuo a una altura constante (50 ±

2. Sintaxonomía siguiendo a Loidi et al. (1997b).

3. Sinónimos: Tarugo. El uso del anglicismo *Core* está muy extendido.

5cm) y a favor de pendiente (dirección constante). El muestreo se realizó a esa altura por permitir el movimiento libre de la barrena (no toca el suelo) y porque a más altura se pierden mayor cantidad de años. Los testigos, una vez en el laboratorio, fueron montados en soportes expresamente diseñados para ello, pulidos con diferentes grados de lija y teñidos para facilitar su análisis visual y digital.

2.3. Estimación de la edad de los árboles

La estimación de la edad de los árboles no es un simple conteo de los anillos. En la secuencia pueden aparecer anillos dobles o bien faltar uno o varios anillos. Para detectar estas anomalías es preciso comparar los diferentes individuos entre sí sincronizándolos. Esto implica, además, una previa estandarización que los haga comparables.

También se realizan correcciones de la edad, respecto a la altura de muestreo y respecto a la distancia entre el anillo más antiguo y la médula (hipotética) en aquellas muestras en que ésta se haya perdido.

Hay varios métodos para medir la anchura de los anillos: medida manual mediante la observación en lupa binocular (Stokes & Smiley 1968), medidores semiautomáticos, rayos X (Varem-Sanders & Campbell 1996), imagen de vídeo (Sheppard & Graumlich 1996) e imagen digital. En este estudio se utilizó análisis de imagen digital. Mediante un escáner se trasladaron las superficies pulidas de los testigos a imágenes TIFF (en escala de grises) y se analizaron mediante el programa Dendroscan 4.5 (Varem-Sanders & Campbell 1996). Dicho programa detecta los cambios bruscos de tono y realiza una medición de los anillos con una precisión de 0,01 mm. Además, los testigos fueron analizados mediante lupa binocular (x30) para evitar errores.

2.3.1. SINCRONIZACIÓN

Para detectar anillos falsos y/o anillos ausentes o, incluso, errores en la identificación y conteo de los anillos, es necesario comparar las muestras entre sí y sincronizarlas (Stokes & Smiley 1968, Fritts 1976). Esta sincronización llamada también datación cruzada⁴ se basa en las variaciones climatológicas. Dado que el macroclima afecta a todos los árboles de la misma zona de una manera similar, se produce una sincronía en las secuencias de anillos o series.

La sincronización implica varios procesos: la comparación de los patrones de anillos entre individuos, reconocer la sincronía y su ausencia, deducir dónde puede haber anillos falsos, ausentes o mal observados y examinar esta deducción observando la estructura de estos anillos problema en otros individuos; llegando finalmente a la cronología regional correcta.

4. Del inglés: *Cross-dating*.

La comparación entre series se realiza de forma visual y estadística. Para la sincronización visual se utiliza la lupa binocular y como apoyo a ésta se utilizó el programa COFECHA (Holmes et al. 1986a) que compara cada una de las series con una cronología de referencia, ofreciéndonos coeficientes de correlación en distintas posiciones. Dicha cronología de referencia se construye con el promedio de todas las series, previamente *estandarizadas* (ver más adelante) para eliminar o minimizar en lo posible los efectos de la edad, la competencia y las perturbaciones en el dosel arbóreo.

2.3.2. ESTANDARIZACIÓN

La estandarización es un procedimiento básico en dendrocronología considerado por muchos como un principio (Fritts 1976). Es un proceso que elimina las variaciones debidas a los procesos normales de envejecimiento, competencia, y cambios en la posición del individuo respecto a la comunidad del bosque circundante (Fritts 1976, Fritts & Swetnam 1989, Pérez Antelo et al. 1995, Gutiérrez et al. 1998).

La estandarización ofrece, además, otra ventaja: hace comparables series pertenecientes a individuos de muy distinta tasa de crecimiento, consiguiendo una media constante ($=1$) en todos los individuos y manteniendo la sensibilidad. Esto permite realizar medias con los índices estandarizados de los individuos para construir cronologías de índices de determinadas zonas (bosques, valles, regiones...).

Se realiza dividiendo las medidas reales entre las predicciones derivadas de una ecuación deducida estadísticamente. Esta operación nos da una nueva serie llamada de índices.

En bosques caducifolios, la gran variedad de cambios que pueden ocurrir en el crecimiento del árbol debido a perturbaciones y cambios en el ambiente del bosque, se hace necesaria la utilización de funciones polinómicas. En este estudio se ha utilizado una función *spline* (Cook & Peters 1981). Este método ajusta una sucesión de curvas polinómicas cúbicas a la serie temporal.

El proceso de estandarización de todas las muestras se realizó mediante el programa ARSTAN (Holmes et al. 1986b). En cuanto a la función *spline*, el programa es flexible y permite elegir la frecuencia (rango de tiempo) a la que el *spline* reducirá las varianzas al 50%. Se eligió una frecuencia de reducción de varianza al 50% de 21 años para ambas especies, por ser la que ofreció mejores resultados para las dos (correlaciones más altas entre las series) a la hora de realizar la sincronización, tras probar con otras muchas frecuencias.

2.3.3. PÉRDIDA DE LA MÉDULA Y CORRECCIÓN

Para calcular cuantos años se han perdido en las muestras en las que no se ha obtenido la médula hay que tener en cuenta la curvatura del anillo

más cercano a ésta que se haya obtenido completo. Siguiendo esta curvatura se traza un círculo cuyo centro se supone la localización de la médula. A continuación se calculan los años que caben entre éste último anillo y el hipotético centro. Para ello utilizamos el valor de la media de los tres primeros años o anillos más antiguos obtenidos.

2.3.4. CORRECCIÓN DE LA EDAD RESPECTO A LA ALTURA DE MUESTREO

Para saber la edad exacta de un árbol habría que contar los anillos de crecimiento en el cuello de la raíz o base del tronco (St. Pierre et al. 1992, Östlund & Linderson 1995, Gutiérrez et al. 1998). Realizar un muestreo de estas características en un bosque natural puede causar daños considerables en el suelo además de un enorme esfuerzo, ya que habría que excavar un agujero en el suelo lo suficientemente amplio como para poder manejar la barrena. Por ello se realizó el muestreo a 50 cm del suelo, lo que hace necesario calcular los años que tenían los árboles con esta altura. El cálculo para el haya es muy complejo, ya que al tratarse de una especie *tolerante* a la sombra, puede estar en situación deprimida durante muchos años hasta que sufre una liberación. En este caso sólo podemos saber cuándo eran plantones.

El caso de los abedules es bien distinto. Como especie pionera y heliófila, se instala y se desarrolla tan sólo en lugares libres de sombra, ya que se trata de una especie intolerante a este factor. Por ello se puede obtener un promedio de la edad que tienen a la altura de muestreo y, a continuación, corregir las edades de los abedules en función de este crecimiento medio. Este promedio se ha obtenido en una zona de similares características en un estudio realizado en el mismo Parque Natural de Urkiola titulado *Criterios de restauración de la vegetación natural en el territorio de Bizkaia mediante la utilización de especies leñosas de la flora silvestre autóctona* (Loidi et al. 1998), en el cual se han ido midiendo el crecimiento en altura y anchura de distintas leñosas (incluyendo *Betula celtiberica*) durante varios años consecutivos. Con los abedules utilizados en este estudio se ha calculado la edad media que tienen a los 50 cm de altura, resultando ser de 2 años.

2.4. Detección de perturbaciones en el dosel arbóreo

Una apertura repentina en el dosel arbóreo provocada por la caída de uno o varios árboles da como resultado un aumento característico en el crecimiento de los árboles que se encuentran a su alrededor. En bosques de dosel muy cerrado, no solamente experimentan esto los que se encuentran suprimidos si no que también pueden ser sensibles a ello los árboles que se encuentran cerca y que veían limitada la cantidad de luz recibida en el conjunto de su copa (Nowacki & Abrams 1997).

Lorimer & Frelich (1989), Kelly & Larson (1997), Nowacki & Abrams (1997) han utilizado promedios de 10 años para detectar perturbaciones en

el dosel, considerando que con intervalos menores el resultado puede verse afectado por las variaciones climáticas interanuales como sequías persistentes de dos o más años.

2.4.1. PORCENTAJE DE CAMBIO DE CRECIMIENTO

Se utilizó el porcentaje de cambio de crecimiento para detectar incrementos del crecimiento indicativos de perturbaciones en el dosel arbóreo al tiempo que se eliminan pulsos climáticos a corto y largo plazo y cambios graduales debidos al envejecimiento (Lorimer & Frelich, 1989; Nowacki & Abrams, 1997).

Se calcula mediante la siguiente media móvil:

$$\%CC = [(M_1 - M_2) / M_1] \times 100$$

donde:

$\%CC$ = Porcentaje de cambio de crecimiento entre los promedios de los 10 años precedentes y subsiguientes

M_1 = media de los diez años precedentes

M_2 = media de los diez años subsiguientes

Para calcular, por ejemplo, el porcentaje de cambio de crecimiento del año 1970 se utilizarían las secuencias $M_1 = 1961-1970$ y $M_2 = 1971-1980$. Si el porcentaje es de signo positivo significará que la tasa de crecimiento ha sido mayor en los años subsiguientes. Si es de signo negativo significará que la tasa de crecimiento ha sido menor.

La fórmula de $\%CC$ supone que los árboles tienen un tiempo de reacción de un año ante una perturbación, ofreciendo el máximo el año inmediatamente anterior al cambio más brusco en el crecimiento.

Se calcularon mediante este método los porcentajes de cambio de crecimiento ($\%CC$) para 50 hayas. Se utilizó *Fagus sylvatica* para detectar las perturbaciones por ser una especie tolerante a la sombra, es decir, que puede desarrollarse como especie heliófila y como especie de sombra.

Para detectar si se han producido cortas en todo un bosque debemos encontrar un cambio de crecimiento global. Una respuesta individual de cambio de crecimiento puede ser debida a una apertura en el dosel producida por la caída natural o la tala de uno o varios competidores vecinos, por lo que no se puede hablar de cortas más generales con el análisis de uno o pocos individuos.

El conjunto de las liberaciones o bruscos cambios de crecimiento individuales pueden no reflejar con demasiada precisión una perturbación exógena ocurrida en todo el bosque ya que los individuos pueden presentar una

asincronía debido a varias causas: puede existir una proporción de individuos que ya habían sufrido recientemente una liberación y cuya tasa de crecimiento había aumentado previamente; otros individuos pueden haber ascendido con anterioridad a los niveles superiores del dosel arbóreo; además, cada individuo tiene una capacidad de respuesta fisiológica diferente ante una perturbación y ser distinto su tiempo de reacción.

Por todo ello se utilizan promedios de todos los individuos para hallar el año en que se da un mayor crecimiento global.

Se ha utilizado un umbral de cambio de crecimiento del 50%, lo que significa que el crecimiento medio de diez años dobla el crecimiento medio de los diez años precedentes. Aunque en bosques caducifolios americanos se ha calculado suficiente un cambio del 20% para detectar una perturbación, nosotros no conocemos suficientemente la capacidad fisiológica de respuesta del haya ante un repentino aumento de luz en su copa, por lo que hemos preferido tomar una medida más conservativa.

Procedimiento utilizado

En este estudio se propone una variación del método original:

Se realiza una *Cronología Promedio* mediante las series brutas y luego se aplica la expresión de %CC a dicha cronología. A la cronología obtenida la llamaremos %CC de la *Cronología Promedio*. Este método se ha ideado por considerar que se podía ganar en información. Las series individuales obtenidas mediante la aplicación de la fórmula pierden 10 años en ambos extremos. Cuando se cuenta con series largas (200, 300 o más años) esta pérdida apenas tiene importancia, pero al disponer nosotros de gran cantidad de series cortas (20-25 años), los índices de %CC que ofrecen muchas de ellas al realizar una media de sus %CC (método original) se reduce a muy pocos o ninguno. Realizando primero una *Cronología Promedio* (ver más abajo) con las series la información puede ser más completa. Hay que tener en cuenta que los árboles viejos responden a las aperturas de dosel de manera mucho más conservativa que los jóvenes, de la misma manera que los individuos que ya han sufrido una liberación frente a los que no (Lorimer & Felich 1989). Por ello la información perdida en los individuos jóvenes puede ser importante.

Cronología promedio

La *Cronología Promedio* utilizada en este método es una media de índices de crecimiento de todas las series. Estos índices se consiguieron dividiendo cada serie individual entre su propia media, lo cual hace comparables individuos de muy distintas tasas de crecimiento, manteniéndose a su vez la varianza en cada muestra.

3. RESULTADOS

3.1. Crecimiento radial

El crecimiento del haya ha sido muy heterogéneo a lo largo del tiempo. La serie construida con los crecimientos medios anuales (fig. 1) presenta una secuencia escalonada, siendo su media de 0,28 cm/año y su desviación típica es de 0,13 cm/año.

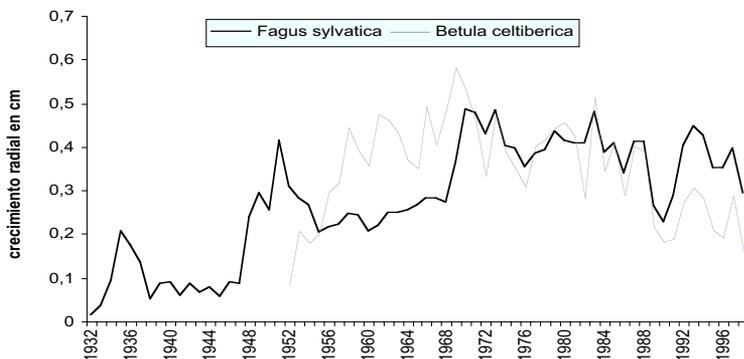


Fig. 1: Media de los crecimientos radiales brutos de *Fagus sylvatica* y *Betula celtiberica* en *Taupitaspe* (Urkiola). Cada año es la media de los crecimientos de todos los individuos estudiados.

Han sufrido dos variaciones bruscas en su crecimiento, una en 1948 y otra en 1969, presentando tres mesetas en que éste parece más estable:

La primera, entre 1932 y 1947 tiene una media de 0,05 cm/año, aunque este promedio está construido en su mayor parte con dos individuos solamente

La segunda (1955-1968), tras estabilizarse el crecimiento después del primer aumento brusco, tiene una media de 0,25 cm/año y presenta una tendencia creciente.

En la última meseta (1975-1998), desde que se estabiliza el crecimiento después del segundo aumento brusco hasta la actualidad, el crecimiento medio del haya es de 0,38 cm/año.

La tasa de crecimiento de los abedules ha variado de muy distinto modo que la del haya. La serie construida con los crecimientos medios anuales de esta especie (fig. 1) presenta un crecimiento medio de 0,35 cm/año y una desviación típica de 0,11 cm/año. La media de los crecimientos anuales ha ido aumentando progresivamente hasta, más o menos, estabilizarse. Desde el final de la década de los 80 presenta una tendencia decreciente.

Si comparamos los crecimientos de ambas especies (fig. 1), las hayas han crecido menos que los abedules durante el primer periodo. Tras el

segundo aumento brusco en el crecimiento, entre los años 1971 y 1988, el crecimiento es muy similar para ambas especies y con posterioridad a estas fechas, los abedules tienen un crecimiento medio menor al de las hayas.

Los crecimientos son muy variables, existiendo, en ocasiones, individuos de ambas especies han alcanzado fácilmente valores cercanos al centímetro de grosor, llegando en alguna ocasión al 1,5 cm/año.

3.2. Tendencias en el crecimiento

3.2.1. DATACIÓN DE PERTURBACIONES MEDIANTE %CC

En la figura 2 se representan la Cronología Promedio para las 51 hayas y el %CC de la Cronología Promedio (porcentaje de cambio de crecimiento de dicha cronología, aplicada la fórmula de %CC). En dicha Cronología Promedio pueden apreciarse dos aumentos muy bruscos en el crecimiento. Esto se refleja en su %CC que presenta un primer máximo en el año 1947. Este pico sólo incluye la información de 3 individuos por lo que no se puede decir que se trate de una perturbación a nivel global, pudiéndose hablar, por el momento, tan solo de una perturbación local.

El segundo pico de %CC se encuentra en el 68, viéndose reflejada la información de 35 individuos repartidos por todo el bosque (fig. 3) por lo que se trata sin duda de una perturbación que se experimentó, al menos, en toda la superficie estudiada.

3.2.2. TENDENCIA EN EL CRECIMIENTO DE BETULA CELTIBERICA

Durante los primeros años (hasta más o menos 1958) hay un aumento en la Cronología Promedio que se estabiliza pronto y continúa más o menos estable hasta avanzada la época de los 80 donde comienza a decaer (fig. 4).

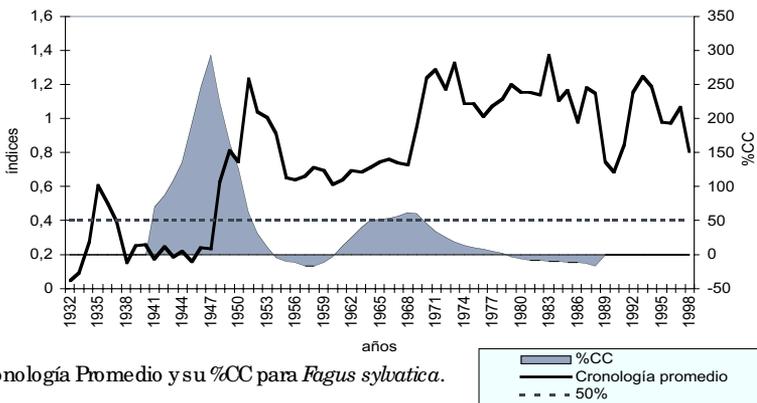


Fig. 2: Cronología Promedio y su %CC para *Fagus sylvatica*.

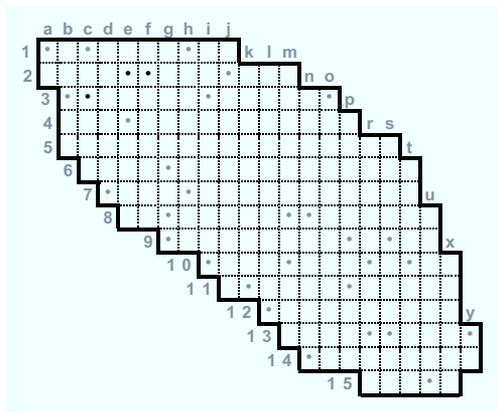


Fig. 3: Distribución espacial de los individuos utilizados en la realización de la Cronología Promedio y que intervienen en los picos obtenidos. En negro los individuos que intervienen en ambos picos, en gris los que componen solamente el segundo.

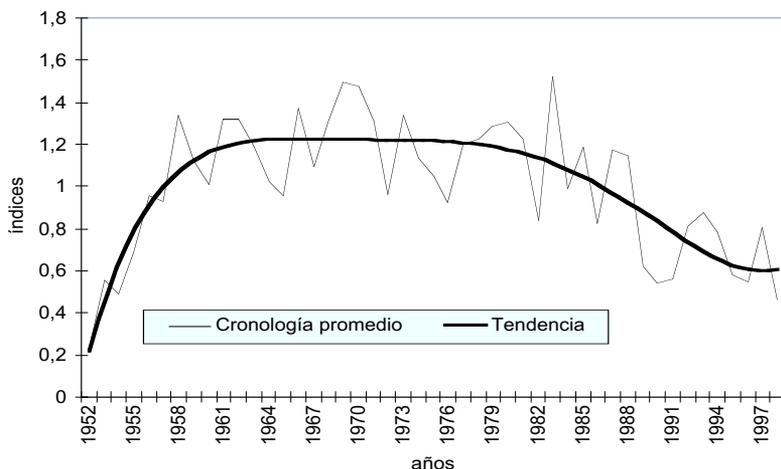


Fig. 4: Cronología Promedio de *Betula celtiberica* en Txupitape.

La mayoría de los abedules estudiados presentan caídas considerables en su tasa de crecimiento durante los últimos años. Estas caídas se traducen en este descenso progresivo en la Cronología Promedio, ya que a medida que avanzamos en el tiempo, hay más abedules con crecimientos bajos y la media va disminuyendo.

3.3. Establecimientos en la parcela

3.3.1. ESTABLECIMIENTO DE LAS HAYAS ESTUDIADAS

El rango de edad del haya va de los 75 y los 12 años, con una media de 38,5 (s=10,8).

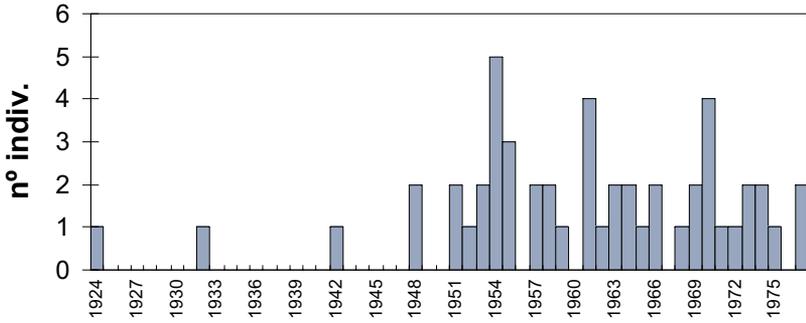


Fig. 5: Distribución de frecuencias de las hayas estudiadas cuando tenían 50 cm. de altura.

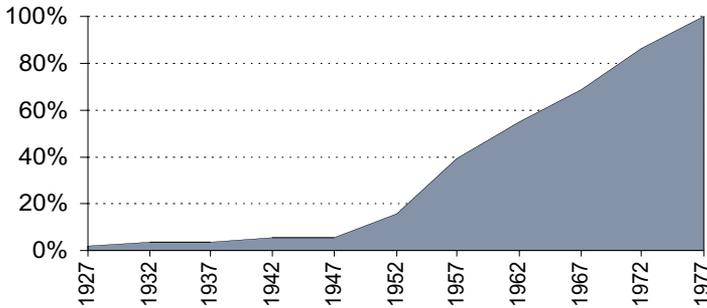


Fig. 6: Frecuencia relativa acumulada de establecimientos de *Fagus sylvatica*. En el eje X el límite superior de intervalos de 5 años. Se puede observar un aumento más o menos regular después de 1947.

Su distribución en el tiempo presenta dos períodos bien diferenciados. Durante el primero, desde 1924 hasta 1947 apenas hay establecimientos⁵. En el segundo periodo las hayas se han ido instalando de una forma más o menos regular (figs. 5 y 6).

3.3.2. ESTABLECIMIENTO DE LOS ABEDULES ESTUDIADOS

Tras determinar la edad del anillo más antiguo estudiado en cada abedul, su corrección respecto a la altura de muestreo (+2 años) y la corrección para aquellos en los que no se ha obtenido la médula, se ha obtenido un rango de edades entre 18 y 49 años. Se puede observar un aumento significativo en el reclutamiento entre los años 1967 y 1970 (fig. 7).

5. Hay que tener en cuenta que se muestrearon todos los individuos de diámetro igual o mayor a 35 cm, por lo que el número de hayas establecidas en este periodo es mucho más bajo de lo que parece.

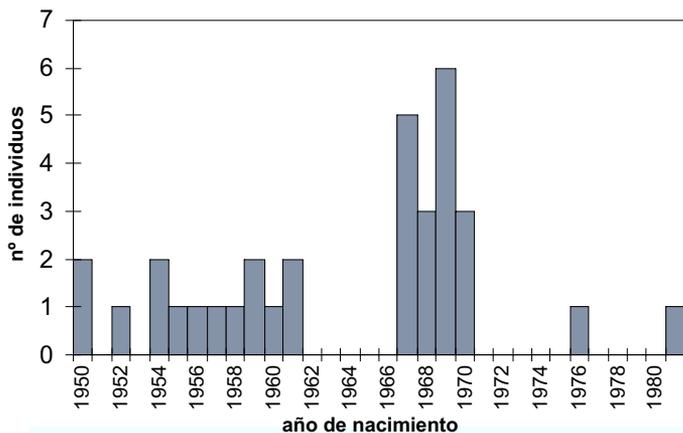


Fig. 7: Establecimientos en la parcela de los abedules estudiados

Hay un intervalo de 5 años anterior a este máximo de establecimientos en que no hay establecimientos. Anteriormente, hay un periodo de establecimientos más o menos regular desde 1950 hasta 1961, no habiendo ningún abedul establecido antes de dicho periodo. Tan sólo dos de los abedules estudiados se han establecido con posterioridad a 1970.

4. DISCUSIÓN

4.1. Reconstrucción de la historia del bosque

Todo parece indicar que el bosque autóctono de caducifolios parece que fue talado completamente a mediados de los años 40 con la intención de realizar un cultivo monoespecífico de pino de Monterey (*Pinus radiata*). El testimonio del matrimonio residente en el caserío *Galtzarieta*, desde el cual se divisa el bosque que nos ocupa, nos lo confirmaba. Él asegura haber participado en dicha tala relacionándolo cronológicamente con la construcción de un canal de agua que se construyó en *Xapitaspe* con anterioridad a la corta. Ambos afirman que se trataba de un bosque natural y de poco uso compuesto por hayas y algunos robles, y que se dejaron algunos árboles pequeños considerando que no tenían valor:

Todo esto queda contrastado de una manera científica por el examen de los árboles de mayor grosor. El más individuo más viejo corresponde a una haya de unos 75 años, encontrándose tan sólo tres hayas cuyo establecimiento es anterior a esta corta. Dos de ellas presentan una liberación muy fuerte en los años 47 y 48. El bajo número de hayas instaladas con anterioridad a 1947 parece indicar una perturbación externa por aquellas fechas que las hizo desaparecer (figs. 5 y 6). Las pocas hayas que sobrevivieron a esta corta eran entonces plantones y llevaban varios años suprimidas bajo el dosel del bosque como demuestra su cambio repentino de crecimiento tras varios años de crecimiento muy bajo (figs. 1 y 2).

Otro dato que apoya la realización de esta tala es la ausencia de abedules con establecimiento anterior a ésta (fig. 7), aunque quizá apenas los hubiese en el bosque original⁶.

Todo esto sugiere un ambiente forestal de dosel cerrado donde el abedul podría haber estado relegado a su papel de sucesión secundaria en las pequeñas aperturas naturales del dosel.

Parece que, tras la corta, se advirtió la mala calidad del terreno para el cultivo de pino (el suelo tiene muy poca profundidad en muchas zonas y es muy pedregoso en general). Aún así, se pusieron pies de una forma irregular; dejando claros más o menos grandes. Esta conclusión deriva de referencias recogidas en la entrevista en el caserío Galtzarieta y de la distribución y abundancia de los tocones de *Pinus radiata* encontrados en la parcela.

La existencia en la parcela de abedules establecidos a principios de los 50, dada su intolerancia a la sombra (Packham et al. 1992)⁷, también indica la existencia de claros. En dichos claros se instalarían gran cantidad de abedules, siguiendo su conocida estrategia de especie fugitiva (Bormann & Likens 1994) es decir, que posee gran producción de semillas pequeñas, fácilmente transportables por el viento (aladas) y que germinan a favor del incremento de luz.

Tras la corta, las hayas se fueron instalando paulatinamente a lo largo del tiempo (figs. 5 y 6). Teniendo en cuenta que el desarrollo óptimo del haya se produce bajo una fracción de cabida cubierta comprendida entre el 60 y el 80% y que su desarrollo se ve dificultado por el exceso de luz y la competencia con el estrato arbustivo (Aunós et al. 1992), éstas se instalarían en las zonas de sombra, provocada por los pinos y los abedules instalados a medida que iban creciendo. La presencia de mayor número de hayas en la zona de la parcela donde hay más tocones de pino nos indica que esto pudo ser así. Además, si observamos el gráfico que compara los crecimientos radiales medios de haya y abedul en la parcela (fig. 1), podemos observar como durante el período de explotación las hayas tienen crecimientos bajos en comparación con los abedules. Esto no es así tras la corta de los pinos, lo que hace suponer que, como se ha dicho, las hayas se encontraban en una situación de sombra o semi-sombra y que los abedules se instalaron en los claros.

Hay varias razones para suponer la ocurrencia de la mencionada tala en 1967 de los pinos y algunos caducifolios que se encontraban cercanos a estos:

6. No obstante, cercano a uno de los caminos, hay un abedul que por su gran diámetro parece muy viejo y que fue imposible de barrenar debido a su la irregularidad y mal estado de su tronco.

7. Se refiere a *Betula pubescens*, especie muy cercana a *Betula celtiberica* que consideramos de respuesta idéntica ante este tipo de factores.

- La existencia de múltiples aumentos de crecimiento en las hayas ocurridos en toda la parcela por estas fechas (con un máximo de %CC en 1968, fig. 2) indica una perturbación externa y simultánea en todo el bosque. Si la tala fue en 1967, el haya tiene un tiempo de reacción de 2 años ante una liberación. Si bien algunas hayas presentan liberación o aumento en el crecimiento en 1968, el conjunto de ellas experimenta un aumento en el crecimiento en 1969.

- El repentino aumento en la tasa de establecimientos de abedules a partir de 1967 en toda la parcela, se supone inmediatamente posterior a la tala (fig. 7), ya que el banco de semillas podría reaccionar inmediatamente al aumento de luz⁸.

- Todos los tocones de pino encontrados en la parcela son aproximadamente del mismo tamaño. Considerando que fueron plantados simultáneamente, morirían al mismo tiempo. Hay una zona del bosque donde no se han encontrado tocones.

- En el ayuntamiento de Izturza, localidad a la que pertenece la parcela, aparecen registradas subastas de parcelas en la zona de Txupitaspe para la tala de su arbolado. Si bien, con una única excepción, no aparece referencia alguna de la exacta ubicación de cada parcela. Estas subastas comienzan en el año 67 y terminan en el 72. En la primera (1967) se subastaron tres pequeños lotes distintos de "pino insignis" que incluían algunas "leñosas" como, suponemos, se denominaron a las especies autóctonas. La tala ocurrida en 1968 es la única en que aparece un mapa, el cual nos indica que no se trata del bosque estudiado ni de una zona que linde con él. Las talas posteriores no se corresponden con la fecha interpretada tras el estudio de los anillos de crecimiento.

Considerando que la reacción del haya ante una liberación es de dos años, el turno de corta de esta plantación fue de 21 ó 22 años, coincidiendo con el que con más frecuencia se empleaba en aquella época con *Pinus radiata*. Coincide también con el periodo óptimo de ajuste de la función *spline* con las series de ambas especies, dándole, tal vez, un sentido.

Tras esta gran perturbación, como ya se ha dicho, los abedules se instalaron muy rápidamente (más de la mitad de los abedules instalados en la parcela lo hicieron durante los 4 años inmediatamente posteriores a la tala). La tendencia inicial que se puede observar en la Cronología Promedio de los abedules (fig. 4) es de aumento de crecimiento, debido, seguramente, a sobrepasar otros arbustos pioneros que habrían resultado fuertes competidores durante los primeros años. Además, generalmente, hay una fuerte competencia intraespecífica inicial en este tipo de establecimientos (la den-

8. En esta parcela, se ha contabilizado una densidad de 490 semillas de abedul/m² (Caballero et al. 1999) en el banco de semillas.

sidad de emergencia es muy alta) muriendo gran cantidad de individuos durante los primeros años (Packham et al. 1992).

Después, apenas ha habido nuevos reclutamientos (fig. 7). La falta de establecimientos en el intervalo inmediatamente anterior a esta instalación masiva de abedules parece indicar que el dosel se encontraba lo suficientemente cerrado como para no producirse el establecimiento de esta especie heliófila. Si bien, podrían haberse instalado y un cierre de dosel habría provocado la muerte de la mayoría de ellos, tal y como parece estar ocurriendo en la actualidad.

La falta de establecimientos a partir de 1970 hasta la actualidad puede ser debida a que el dosel se ha ido cerrando con según ha ido madurando el bosque (actualmente parece que no se instalan abedules en la parcela)⁹, pudiendo estar relacionada también, en su inicio, con un clareo del que se tiene noticia y que fue posterior a la tala. De todas formas esto no ocurre con el haya que tras la primera tala han continuado estableciéndose de una manera ininterrumpida (figs. 5 y 6), encontrándose actualmente numerosas plántulas y plantones de diámetro menor a 5 cm.

4.2. Tendencia actual del bosque

La mayoría de los abedules estudiados presentan una caída drástica en su crecimiento durante los últimos años. Esta tendencia no parece ser dependiente de ninguna variable climática y tampoco debida a la edad (son muy jóvenes) o la anchura del tronco, ya que es escasa. Atendiendo a sus características lo más razonable es relacionar esta tendencia con la competencia.

Esta competencia puede ser tanto intraespecífica como interespecífica. Esta última parece muy relacionada con la luz puesto que las hayas cierran progresivamente el dosel arbóreo. La cantidad y calidad de luz que llega a muchos de estos abedules se ha ido viendo así reducida drásticamente durante los últimos años.

Los abedules que presentan esta tendencia y se encuentran alejados de las hayas experimentan también competencia intraespecífica por la luz ya que se encuentran muy cercanos entre sí; aunque parece que la competencia intraespecífica por los recursos del suelo es también importante, puesto que algunos de estos abedules disfrutaban de una posición codominante e incluso dominante en el dosel (obs. pers.).

9. En el número de individuos entre 2 y 5 cm de diámetro es muy bajo. Por debajo de este grosor no hay ni un solo individuo nuevo en las 2 Ha, ya que aunque algunos germinan, mueren en pocos meses (Laskurain, com. pers.)

Parece que las causas señaladas están provocando la muerte de gran cantidad de pies en la parcela, sobre todo los de menor porte.

Algunas de las hayas también presentan una caída en los últimos años, que no parece debido a su edad o la anchura del tronco, ya que el individuo más viejo y de mayor diámetro (FsXE2) tiene un crecimiento regular desde la última tala. Esta caída se debe, seguramente, a la competencia intraespecífica, ya que dichas hayas se encuentran junto a hayas de mayor porte. Así, por ejemplo, el haya FsXE42 fue aventajada por un haya que se encuentra a su lado (FsXE41) tras la última tala y vive desde entonces bajo su sombra, con un crecimiento menor:

Esta tendencia se observa sobre todo en hayas jóvenes que se encuentran bajo el dosel y que han ido perdiendo luz por el desarrollo de la copa de las hayas dominantes. En cualquier caso ocurre en pocos individuos y de una manera mucho menos drástica que en los abedules. Seguramente el haya, dado su carácter esciófilo y como es el caso de otras especies del mismo género, tenga una mortalidad en situaciones suprimidas muy baja (Kobe et al. 1995), pueda sufrir varias supresiones a lo largo de su vida (Canham 1990) y algunos individuos puedan sobrevivir hasta 50 años bajo un dosel cerrado (Cho & Boerner 1995). Las tres hayas estudiadas que sobrevivieron a la tala original del bosque, debieron germinar bajo una sombra considerable (su crecimiento es muy bajo). Tras una primera liberación fueron suprimidas de nuevo y liberadas en la tala de 1967, presentando actualmente buenos crecimientos.

Los resultados de este estudio se ajustan muy bien al modelo sucesional pionero-dominante: el abedul como especie heliófila, con gran producción de semillas ligeras de alta dispersabilidad, con un gran banco de semillas permanente y de gran duración (Thompson, Bakker & Becker 1997) y con un crecimiento rápido, responde a las estrategias de una especie pionera, instalándose rápidamente gran número de individuos aprovechando las perturbaciones que producen situaciones de ausencia de competidores (por la luz y los nutrientes). El haya, como especie tolerante a la sombra, con dificultad de instalarse a la luz, con banco de plántulas y plantones y un crecimiento bastante rápido tras su ascenso en el dosel, encaja en la estrategia de especie dominante en las etapas finales de la sucesión, que va cerrando el dosel, limitando la luz que llega a los abedules.

Quedan sin esclarecer cuestiones como la alta diversidad de especies. No conocemos el mecanismo de establecimiento de las otras trece especies arbóreas ni su futuro. En cuanto al roble (*Quercus spp.*), el tercer árbol más importante en cuanto a su abundancia, presenta una distribución diamétrica similar a la del haya, aunque diferenciándose de ésta en la alta mortalidad en las clases diamétricas menores. Apesar de esto, hay nuevos reclutamientos y un banco de plántulas. De todas formas, la heterogeneidad genética de este género en la parcela (tres especies e híbridos) y su dificultad en distinguirlos, además del desconocimiento de sus edades, no deja lugar a demasiadas hipótesis, por lo que habría que realizar un estudio más profundo.

En cuanto a la existencia de pinos vivos en la parcela, se puede decir que son escasos (7 en dos hectáreas) y que no hay individuos nuevos, ya que aunque se produce alguna germinación, mueren enseguida (obs. pers.). Barrenados dos de ellos de distinto diámetro y estudiada su edad parece ser que no pertenecen a la plantación como podía pensarse en un principio. Uno de ellos se estableció tras la tala y el otro a finales de los 50 (a mediados de la explotación).

Este estudio y otros similares sobre la dinámica sucesional de los bosques cobran importancia en cuanto a la gestión del territorio que ha sido dedicado a la explotación maderera. Grandes áreas de Euskal Herria son y han sido repobladas con especies foráneas y es el monocultivo con Pino de Monterey (*Pinus radiata*) lo más habitual, ocupando un alto porcentaje de nuestro suelo. Es necesario conocer que pasa cuando estas superficies son abandonadas, para poder tomar medidas que faciliten la recuperación hacia bosques maduros autóctonos.

Los abedulares cobran especial interés en Urkiola por su escasez. Éstos no pueden ser gestionados como un bosque climácico, ya que se trata de formaciones que en ausencia de perturbaciones importantes probablemente desaparecerían. Si se quieren conservar formaciones permanentes de abedul es necesario crear y mantener una perturbación antrópica que haga posible la permanencia de la etapa secundaria de la sucesión ecológica, es decir; impidiendo que llegue al máximo de madurez, ya que de ser así el abedul sería sustituido por otras especies mejor competidoras como lo es el haya. No obstante, hoy día, parece más sensato gestionar el territorio de forma que los abedulares se desarrollen en aquellas zonas donde la sucesión secundaria pueda tener lugar: Brezales, argomales, plantaciones de pino finalizadas, o simplemente respetando y protegiendo los lugares donde el establecimiento ya esté teniendo lugar.

5. CONCLUSIONES

Las perturbaciones que se producen en el dosel arbóreo tienen una gran influencia no sólo sobre la estructura y organización del bosque, sino también sobre su dinámica (Pickett, Collins & Arnesto 1987, Nakashizuka et al. 1992).

Se puede decir que la estructura actual del bosque ha sido determinada por la explotación silvícola y su inusual forma. Así, su rápida recuperación (en apenas 31 años, tras la tala de 1967) se ha debido al hecho de respetar muchos de los árboles caducifolios existentes¹⁰ y a la irregularidad en la plantación. Lo primero ha permitido que las hayas ya establecidas se desarrollasen rápidamente tras la repentina falta de competidores y que después

10. Estos no debían de ser árboles de gran porte, ya que la mayoría no contaban con más de 10 ó 15 años, siendo escaso su interés económico.

hayan ido aportado semillas La irregularidad en la plantación ha permitido la heterogeneidad, ya que durante la explotación se establecieron abedules en los claros y junto a los caminos y hayas en los lugares donde la sombra impedía el crecimiento del abedul.

El descenso en la tasa de crecimiento de los abedules frente al haya, y la alta mortandad de éstos en la parcela estudiada se deben, seguramente, al cierre del dosel arbóreo. Esto, junto con la ausencia de germinación en el abedul y el gran banco de plantones del haya indica que el bosque evoluciona hacia un estado donde el haya predominará en detrimento de los abedules.

El crecimiento de estas dos especies se ve limitado drásticamente por la competencia en el ambiente del bosque que se puede considerar el mayor factor limitante. Los altos crecimientos registrados en algunos individuos tras la eliminación de competidores en la tala de 1967 ponen de manifiesto las posibilidades de buen crecimiento del abedul y el haya en condiciones de baja competencia.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias a la ayuda de Antonio Buesa Verdú (director del Parque Natural de Urkiola) que nos ha permitido trabajar en el parque y ha colaborado en el cerramiento de la parcela. En especial agradecer a Jon Saénz y Juan Zubillaga de Física de la Materia Condensada de la UPV/EHU por la información de software de dendrocronología, a Iñaki Irizar e Idoia Caballero su colaboración desinteresada, a Iñaxio Martínez de Arano y Elsa por sus clases on-line de barrenado y al laboratorio de Botánica de la UPV/EHU por permitir el uso del local y de sus materiales.

Este trabajo ha sido financiado parcialmente por la UPV/EHU (proyecto UPV 118.310-EB056/98), y ha contado con una ayuda a la investigación 1998 otorgada por Eusko Ikaskuntza.

BIBLIOGRAFÍA

- AUNÓS A, ELGARRESTA E. & DORRONSORO V, 1992. La luz y el sotobosque como factores determinantes en la regeneración natural de un hayedo guipuzcoano. *Actas del congreso internacional del haya (19-23 de octubre de 1992). Pamplona (Navarra)*. Instituto Nacional de Investigación de Tecnología Agraria y Recursos Forestales. Ministerio de Agricultura y Pesca. Vol. 1: 247-260
- BORMANN FH & LIKENS G.E., 1994. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem: Disturbance, Development and the Steady State Based on the Hubbard Brook Ecosystem Study*. Springer-Verlag New York, Inc. 253 pp.
- CABALLERO I, LASKURAIN N.A., ESCUDERO A, LOIDI J. & OLANO J. M., 1999. Composición del banco de semillas de un abedular-hayedo en el Parque Natural de Urkiola (Bizkaia). XVII Jornadas de Fitosociología (Jaén). Comunicación.

- CANHAM C.D., 1990. Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia*. *Bull. Torrey Bot. Club* 117: 1-7.
- CHO D.S. & BOERNER R.E.J., 1995. Dendrochronological analysis of the canopy history of two Ohio old-growth forests. *Végétatio* 120: 173-183.
- COOK E.R., & PETERS K., 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-ring Bulletin*, 41: 45-54.
- FRITTS H.C., 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, 567 pp.
- FRITTS H.C., & SWEINAM T.W., 1989. Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research*. Academic Press. Vol. 19: 111-188.
- GUTIÉRREZ MERINO E., CAMARERO J.J., TARDIF J., BOSCH O. & RIBAS M., 1998. Tendencias recientes del crecimiento y la regeneración en bosques subalpinos del Parque Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. *Ecología*, 12: 251-283.
- 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.
- HOLMES R.L., ADAMS R.K. & FRITTS H. C., 1986a. Quality Control of Crossdating and Measuring: A Users Manual for Program COFECHA. *Tree-Ring Chronologies of Western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin*. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona: 41-49.
- HOLMES R.L., ADAMS R. K. & FRITTS H. C., 1986b. Users Manual for Program ARSTAN. *Tree-Ring Chronologies of Western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin*. Laboratory of Tree-Ring Research, The University of Arizona: 50-65.
- KELLY PE. & LARSON D.W., 1997. Dendroecological analysis of the population dynamics of an old-growth forest on cliff-faces of the Niagara Escarpment, Canada. *Journal of Ecology*, 85: 467-478.
- KOBE R.K., PACALA S.W., SILANDER J. A. JR. & CANHAM C. D., 1995. Juvenile tree survivorship as component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5(2): 517-532.
- LASKURAIN N.A., OLANO, J.M., ESCUDERO A., HERRERA J. & LOIDI J., 1998. *Patrón espacial de la cubierta arbórea de un abedular: Estudio preliminar*. Informe final de la ayuda a la investigación de Eusko Ikaskuntza 1997.
- LOIDI J., BERAESTEGI A., DARQUISTADE A. & GARCÍA-MIJANGOS I., 1997b. Nuevos datos sobre los bosques secundarios (prebosques) del sector Cántabro-Euskaldun. *Lazaroa* 18: 165-172.
- LOIDI J., BIURRUN I. & HERRERA M., 1997a. La vegetación centro-septentrional de España. *Itin. Geobot.* 9: 161-618.
- LOIDI, J., LASKURAIN, N. & HERRERA, J., 1998. *Seguimiento de criterios de restauración de la vegetación natural en el Parque Natural de Urkiola*. Informe Técnico para el Parque Natural de Urkiola.
- 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

- NAKASHIZUKA T, IIDA S., TANAKA H, SHIBATA M, ABE S., MASAKI T & NIYAMA K 1992. Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegatio* 103: 105-112.
- NOWACKI G.J. & ABRAMS M.D., 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presentment-oring in oaks. *Ecological Monographs*, 67(2): 225-249.
- ÖSTLUND L & LINDERSON H 1995. A dendrochronological Study of the Exploitation and Transformation of a Boreal Forest Stand. *Scand. J For. Res.* 10:56-64.
- PACKHAM J.R., HARDING D.J.L, HILTON G.M & STUTTARD R.A 1992. *Functional ecology of woodlands and forests*. Chapman & Hall. 408 pp.
- PÉREZ ANTELO A & FERNANDEZ CANCIO A., 1995. Dencrocronologías de las Sierras Occidentales Gallegas: Los Ancares y el Courel, España. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Vol 4(1): 5-31
- PICKETT S.TA, COLLINS S.L & ARNESTO J.J., 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53: 335-371.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1990. *Bioclimatic belts of West Europe (Relations between bioclimate and plant ecosystems)*. European School of Climatology and Natural Hazars. Arles (Rhône), France.
- SIROIS, L & PAYETTE, S. 1989. Postfire spruce establishment in subartic and boreal Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 1571-1580.
- SHEPPARD P & GRAUMLICH L, 1996. A Reflected-Ligth Video Imaging System for tree-ring analysis of conifers. *Tree-Rings, Enviromente and Humanity*. Radiocarbon 1996: 879-889.
- STOKES M. & SMILEY T L, 1968. *An introduction to Tree-ring dating*. The Univ. of Arizona Press. 73 pp.
- ST-PIERRE, H, GAGNON, & BELLEFLEUR, P, 1992. Régénération après feu de l'épine-tte noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*. Volume 22, n.º 4: 474-481.
- THOMPSON, BAKKER & BEKKER, 1997. The soil seed bank of north-west Europe. *Cambridge Univ. Press*.
- VAREM-SANDERS T.M.L & CAMPBELL I.D., 1996. *DendroScan: A tree-ring width and density measurmenet system*. Special report. Canadian Forest Service. The Nortem Forestry Centre; 10. 131 pp.