

Patrón espacial de la cubierta arbórea de un abedular: Estudio preliminar

(Spatial pattern of the tree layer in a Cantabrian birch forest: preliminary research)

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

UPV-EHU. Fac. de Ciencias. Laboratorio de Botánica. Apdo. 644. 48080 Bilbao

Escudero, Adrián

Univ. Politécnica de Madrid. EVIT Agrícola. Dpto. de Biología Vegetal. Ciudad Universitaria, s/ n. 28040 Madrid

BIBLID [1137-8603 (2002), 17; 145-162]

Recep.: 98.12.15

Acep.: 01.05.11

Se han cartografiado todos los pies arbóreos de un área cercana a 1 ha en un abedular en el Parque Natural de Urkiola (Bizkaia-Araba). La especie dominante es el abedul, seguida de haya, brezo arbóreo y roble pedunculado. La distribución diamétrica del abedul es de tipo normal; mientras haya y roble muestran distribuciones de tipo exponencial negativo. El análisis espacial muestra que las hayas tienden a estar agrupadas por clases diamétricas mientras que este patrón es azaroso para el abedul. Se formulan algunas hipótesis preliminares acerca de la historia y los procesos que ocurren en la parcela.

Palabras Clave: Sucesión secundaria. Distribución espacial. Dinámica poblacional. Regeneración. *Betula celtiberica*. *Fagus sylvatica*. *Quercus*.

Urkiolako Parke Naturaleko urkidi batean ha 1 inguruko sail bateko zuhaitz-oin guztiak kartografiatu dira. Espezie nagusia urkia da eta hurrengoak pagoa, txilar zuria eta haritz kanduduna dira. Urkien diámetroen banaketa mota normala da; pagoen eta haritze diámetroen banaketa motak esponentzial negatiboa dira. Análisi espazialaren emaitzek, pagoak klase diamétricoen arabera elkartze ko joera dutela erakusten dute; urkiei kasuan, aleen banaketa aleatorioa da. Aukeraturako urkidi-sailaren historiaren eta bertan eman diren prozesuen inguruko aurretiko hipotesiak azaltzen dira.

Giltza-Hitzak: Segida sekundarioa. Banaketa espaziala. Populazio dinamika. Birsorkuntza. *Betula celtiberica*. *Fagus sylvatica*. *Quercus*.

Tous les pieds arborescents d'une parcelle d'environ 1 ha ont été cartographiés dans un bois de bouleaux au Parc Naturel d'Urkiola (Bizkaia-Araba). L'espèce dominante est le bouleau, suivie par hêtre, bruyère arborescent et chêne pedonculé. La distribution des diamètres du bouleau est d'un type normal; celles de l'hêtre et du chêne pedonculé sont d'un type exponentiel négatif. Selon l'analyse spatiale, les hêtres des similiaire classe diamétrique montrent une tendance à l'aggrégation pendant que le patron du bouleau est aléatoire. On propose quelques hypothèses préliminaires sur l'histoire et le processus qui ont lieu dans cette parcelle.

Mots Clés: Succession secondaire. Répartition spatiale. Dynamique des populations. Régénération. *Betula celtiberica*. *Fagus sylvatica*. *Quercus*.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la dinámica forestal es un campo clásico en la ecología, el análisis de los procesos que determinan la sucesión y la composición específica en los bosques se encuentra entre las disciplinas más prolíficas de la ecología. El estudio de la dinámica forestal implica numerosos factores (Peterson and Pickett, 1995): estado de la comunidad cuando ocurrió la perturbación, tipo de perturbación (Pickett *et al.*, 1987), disponibilidad de propágulos (De Steven 1991), características vitales de las diferentes especies, así como considerar diversas escalas espaciales y temporales.

A pesar de su importancia, el estudio de la dinámica forestal ha sido una disciplina olvidada en la Península Ibérica. Los estudios forestales dirigidos por ingenieros se han centrado más en aspectos con aplicación directa, mientras que los botánicos han preferido trabajos de carácter descriptivo y centrados en territorios amplios. De uno u otro modo los trabajos de detalle y con una dedicación temporal prolongada necesarios para comprender la dinámica forestal son muy escasos, especialmente si se comparan con otras formaciones que despiertan mayor interés como los pastizales, matorrales o tierras de cultivo.

Así en este momento, las series de vegetación (Rivas-Martínez 1987) elaboradas por la Fitosociología, y utilizadas profusamente por otras disciplinas son la principal herramienta para comprender la dinámica forestal. A pesar de su importancia actual, y de la vigencia que tendrán hasta que se conozcan mejor los procesos que determinan la composición de los bosques, son una aproximación demasiado sintética de los procesos y dinámicas que se generan en un bosque.

En este contexto se decidió comenzar un trabajo para comprender los procesos que dirigen la sucesión secundaria y la paulatina sustitución de las especies. Para el estudio se eligió una parcela en el Parque Natural de Urkiola, se trata de un bosque dominado por abedul (*Betula celtiberica*), acompañado por roble (*Quercus robur*) y haya (*Fagus sylvatica*), donde se estaba produciendo un proceso de sucesión secundaria. El abedul, dado su carácter heliófilo, está considerado como una especie pionera que aparece en procesos iniciales de la sucesión para ser remplazada según esta progresa. Este comportamiento puede reconocerse en la mayor parte de su área, si bien al ascender altitudinal (Díaz & Fernández-Prieto, 1994, Aseginolaza, C. *et al.*, 1988) o latitudinalmente (Escocia y Escandinavia) (Polunin, O., 1989) puede crear formaciones permanentes.

El estudio de los procesos que ocurren en los abedulares es de un gran interés práctico, por cuanto, si bien los abedulares son una comunidad de limitada extensión, su área se está incrementando como consecuencia del paulatino abandono de muchas tierras en las últimas décadas. Tras una fase de matorral, diferentes especies de árboles pioneros, como sauces (*Salix atrocinerea*) y abedules, comienzan a colonizar estas tierras abandonadas, como fase previa a la instauración de un bosque maduro.

En este bosque pueden estudiarse distintos tipos y grados de perturbación: uno a gran escala, que dio origen a este abedular, probablemente originado tras la tala de un pinar y otros a pequeña escala, debidos a la caída de árboles y de ramas. La fuerte pendiente de la parcela así como su orientación nordeste son factores que aumentan la caída de árboles y ramas. A estos dos factores hay que agregar la tala de los pinares que rodeaban el abedular en su vertiente norte y oeste que han dejado expuesta gran parte de la parcela aumentando el efecto de las borrascas que llegan del norte.

Este estudio pretende ver cuales son los mecanismos de sustitución de especies forestales en un abedular secundario situado en el Parque Natural de Urkiola. En este trabajo presentamos la primera fase de este estudio en la que se analizan la composición específica y la distribución espacial de las especies arbóreas y arbustivas presentes en la parcela.

2. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio

El área de estudio se sitúa dentro del Parque Natural de Urkiola (Bizkaia-Araba). Este parque se haya enclavado cercano al centro geográfico de la CAPV, entre las provincias de Bizkaia y Araba. El área incluida en el Parque Natural pertenece en un 85% a Bizkaia y un 15% a Araba.

El eje central del Parque esta formado por las montañas del Duranguesado, que constituyen la divisoria de aguas cántabro-mediterránea. 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 montano. Biogeográficamente el territorio se halla incluido en su totalidad en el subsector Santaderino-Vizcaíno del sector Cántabro-Euskaldun de la Provincia Cántabro-Atlántica dentro de la Región Eurosiberiana.

La mayor parte de los bosques fueron eliminados, por lo que hoy en día la vegetación está dominada por las etapas de sustitución (matorrales, pastizales...) de los bosques originales o bien por plantaciones forestales. Tan solo el 25% de la superficie actual del parque corresponde a bosques nativos.

Entre estos bosques el abedular es uno de los más escasos, apenas se registran 32 ha (tabla 1). Rarezza que no es exclusiva del Parque por cuanto los abedulares son raros en toda la CAPV, apareciendo en manchas muy pequeñas y dispersas.

Tipo de masa	Superficie (ha)	Total del Parque (%)
Hayedo acidófilo	459,44	7,71
Hayedo calcícola	501,12	8,41
Robledal-bosque mixto	49,86	0,84
Marojal	8,46	0,14
Aliseda	81,29	1,36
Encinar	353,02	5,93
Abedulares	32,57	0,55
Total bosques naturales	1.485,76	24,94

Tabla 1: Distribución de los bosques correspondientes a la vegetación potencial dentro del Parque Natural de Urkiola.

La zona seleccionada es una ladera de gran pendiente (21 a 38°), con orientación noreste en su mayor parte. La altitud va desde los 500 a 600 metros y el substrato está conformado por roca arenisca. Las características climáticas se sitúan entre los pisos colino y montano. Su vegetación potencial estaría entre el robledal y el hayedo.

La parcela seleccionada contiene un bosque muy diverso con especies entre ambas comunidades. La especie más abundante es el abedul (*Betula celtiberica*), seguida del roble pedunculado (*Quercus robur*) y haya (*Fagus sylvatica*), pero la lista de especies arbóreas y arbustivas presentes es mucho más amplia incluyendo entre otros roble albar (*Quercus petraea*), melojo (*Quercus pyrenaica*) e incluso encina (*Quercus ilex*), además de castaño (*Castanea sativa*), aliso (*Alnus glutinosa*), álamo temblón (*Populus tremula*), pino insigne (*Pinus radiata*), serbal (*Sorbus aucuparia*), peral silvestre (*Pyrus cordata*)...

El estrato arbustivo es muy rico con la aparición de la mayor parte de las especies propias de bosques acidófilos: brezo arbóreo (*Erica arborea*), brezo (*Erica vagans*), arándano (*Vaccinium myrtillus*), zarza (*Rubus* sp.), hiedra (*Hedera helix*), madreselva (*Lonicera periclymenum*)...

El estrato herbáceo está compuesto por varias decenas de especies entre las que se pueden destacar *Agrostis capillaris*, *Anthoxantum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Holcus mollis*, *Hypericum pulchrum*, *Oxalis acetosella*, *Digitalis purpurea*, *Solidago virga-aurea*, *Lysimachia nemorum*, *Blechnum spicant*, *Pteridium aquilinum*...

El paso de un arroyo en la cercanía de la parcela produce un gradiente en el contenido hídrico del suelo. Así la zona oeste es mucho más húmeda como delatan la presencia de aliso y sauce, el extremo oriental es más seco, con mayor abundancia de melojo y presencia esporádica de encina.

2.2. Cartografía de la cubierta arbórea

El área seleccionada tiene una extensión de 2,5 ha. El área fue vallada y dividida en una malla de 10x10 m (proyección vertical). En todos los puntos de la malla se midió la pendiente y se puso una estaca en cada punto de intersección de la malla, midiéndose la pendiente entre los mismos y marcándose cada uno de los nudos de intersección. De esta manera se obtuvieron 198 cuadrados.

Tomando como base estos cuadrados se han cartografiado todos los pies con DBH mayor de 2 cm o de altura superior a 1,4 m. Se anotó la especie, DBH y si estaba vivo o muerto. La ubicación de los pies fue anotada por medio de sus coordenadas x e y con respecto a la subparcela. Para el diámetro se tomaron dos medidas perpendiculares una en orientación N-S y otra E-O, empleándose para las computaciones el valor medio. En los individuos multicaules se calculó un diámetro equivalente (d_e) aplicando la siguiente fórmula:

$$d_e = (\sum d^2)^{1/2} \quad (1)$$

Donde d es el diámetro medio de cada uno de los pies. Utilizando los diámetros medios o equivalentes se calculó el área basal (AB) ocupada por cada individuo:

$$AB = P * (d/2)^2 \quad (2)$$

Los datos obtenidos de esta forma fueron almacenados en una hoja de cálculo EXCEL 6.0 para realizar los primeros análisis demográficos. En este trabajo se presenta el resultado del análisis de 96 (el resto será cartografiado más adelante) de los 198 cuadrados marcados en la parcela.

2.3. Análisis espacial

Los procedimientos estadísticos se utilizan para organizar y sintetizar datos, permitiendo obtener información significativa acerca de los fenómenos que representan. Estos análisis son muy informativos y sencillos, pero generalmente parten de la suposición de independencia entre los diferentes datos. Este supuesto es cuestionable, al menos en lo que a variables ecológicas se refiere, ya que la posición espacial es un factor importante. Por ello al tratar estos datos es más realista admitir la existencia de una correlación espacial.

La geostatística permite aproximarse a los fenómenos ecológicos considerando tanto los parámetros, como su posición. Aunque las técnicas geostatísticas son conocidas hace tiempo (Matheron 1963), su aplicación en ecología no ha sido profusa hasta este último decenio (Jongman & al. 1987, Legendre & Fortin 1989, Rossi & al. 1992, Rossi & al. 1995, Rossi 1996), sin duda el aumento de potencia de los ordenadores personales y la asequibilidad de programas ha contribuido a este fenómeno.

Los datos diamétricos han sido analizados mediante la técnica de la semivarianza. La semivarianza es una estima de la variación del parámetro x en un intervalo de distancia h , respondiendo a la fórmula (3).

$$Y(h) = 1/2 M(h) \sum_{i=1}^{M(h)} |Z(x) - Z(x+h)|^2 \quad (3)$$

Donde $M(h)$ es el número de comparaciones en la distancia h , y $Z(x)$ y $Z(x+h)$ son los valores de dicha variable en dos lugares separados por un intervalo de distancia h . Para datos que no tienen una distribución regular se contempla el intervalo de confianza $\pm h/2$ para el cálculo. En nuestros datos comparábamos para cada especie los valores diamétricos de todos los individuos de una especie situados a la distancia $(nh \pm h/2)$, donde n es el número de tramo.

Estos valores se analizan mediante el variograma. El variograma es una gráfica en la cuál se sitúan los diferentes valores de semivarianza para los diferentes intervalos de h ($h, 2h, 3h, 4h...$). (Véase figura 4)

El variograma, por tanto, sintetiza las diferencias del parámetro entre los diferentes puntos en función de su distancia. La interpretación del variograma se realiza de la siguiente manera, la línea media, denominada *sill*, representa el valor de la semivarianza del parámetro para todas las pares posibles de la muestra. Si no existiera patrón espacial los valores oscilarían alrededor de esta línea. En caso de existir patrón espacial pueden darse dos circunstancias. Si la semivarianza es sensiblemente inferior a dicho valor indica que existe una autocorrelación espacial positiva, esto es, que los puntos situados en ese intervalo de distancia tienen valores semejantes para la variable. En el caso opuesto, de que los valores sean sensiblemente superiores para esa distancia indica que existe una autocorrelación negativa para dicho intervalo, dicho de otro modo que los pares de individuos situados a dicho intervalo de distancia muestran valores más disimilares de lo esperable por azar. De lo aquí expuesto se desprende que el variograma es capaz de detectar tanto las autocorrelaciones espaciales como la escala a la que éstas ocurren. El valor del variograma para $Y(h)$ cuando $h=0$ se denomina en inglés *nugget* y corresponde a la variación espacial no interpretable, que aparece a una escala menor de la analizada en el muestreo.

En el trabajo que aquí presentamos se analizó el patrón espacial de distribución de los diámetros para tres especies: haya (*Fagus sylvatica*), abedul (*Betula celtiberica*) y robles (*Quercus* spp.). Se empleó el programa Variowin (Pannatier 1996).

3. RESULTADOS

3.1. Diversidad

Se han cartografiado 16 fanerófitos en el área estudiada. Durante el muestreo se han detectado 8 especies de caméfitos y 30 especies de herbáceas (terófitos, geófitos y hemicriptófitos).

3.2. Densidad y área basal total

La superficie cartografiada ha sido de 11.594 m², (la superficie real de cada subparcela es superior a 100 m², porque el diseño de las mismas se realizó considerando la proyección vertical de una malla de 10x10 m) en los que se han encontrado 1.953 pies, lo que arroja una densidad media de 1.684 pies/ ha. La distribución de los pies no es homogénea apareciendo un gradiente en la densidad a lo largo de la parcela. El número de pies por unidad de superficie aumenta al ir del este hacia el oeste, con un rango que va desde 323 pies/ ha hasta 3824 pies/ ha. El área basal total es de 33.092 cm² (28.542 cm²/ ha).

3.3. Densidad y área basal por especies

La tabla 2 muestra la densidad, diámetro y el área basal de los pies presentes en la parcela para las diferentes especies. Considerando los pies vivos, las especies más frecuentes son el abedul con 343 pies/ ha (38%) y el haya con 223 pies/ ha (25%). A continuación encontramos el brezo arbóreo y el roble pedunculado con 137 (15%) y 87 (10%) pies/ ha respectivamente.

	Pv/ ha	% Pv	Ab/ ha	Diámetro (cm)	DV	CV	Pm/ ha	% Pm	Ab/ ha	Diámetro (cm)	DV
<i>Betula celtiberica</i>	343	38	10866	15,9	6,9	44	45	7	694	7,5	4,4
<i>Fagus sylvatica</i>	223	25	5949	13,4	12,1	90	5	1	87	14,4	9,3
<i>Erica arborea</i>	137	15	2327	4,6	2,7	58	411	68	5789	4,3	1,7
<i>Quercus robur</i>	87	10	2663	16,0	11,0	69	55	9	893	6,7	5,6
<i>Corylus avellana</i>	29	3	329	2,4	2,7	111	1		7	1,2	
<i>Crataegus monogyna</i>	23	3	229	1,8	1,8	101	2		17	2,0	,3
<i>Quercus pyrenaica</i>	14	2	475	19,2	9,9	51					
<i>Pyrus cordata</i>	9	1	86	1,8	3,1	168					
<i>Ilex aquifolium</i>	9	1	115	2,8	3,3	119					
<i>Frangula alnus</i>	3	0	42	2,3	,5	21					
<i>Populus tremula</i>	3	0	85	16,6	6,2	37	1		14	5,3	
<i>Quercus petraea</i>	3	0	91	20,3	12,8	63					
<i>Prunus avium</i>	3	0	93	21,3	15,1	71					
<i>Pinus radiata</i>	3	0	139	44,0	7,5	17	81	13	690	25,6	9,9
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2	0	29	4,9	4,2	87					
<i>Salix atrocinerea</i>	1	0	16	5,5							
<i>Castanea sativa</i>	1	0	30	18,5							
<i>Alnus glutinosa</i>	1	0	33	21,7							
TOTAL	894		23597				601		8190		

Tabla 2: Densidad, área basal y diámetros de las especies de árboles y arbustos presentes en los 96 cuadrados mapeados. Pv: Pies vivos; Pm: Pies muertos; Ab: Área basal (en cm²); DV: Desviación standar; CV: Coeficiente de variación.

Respecto al área basal la distribución es similar. El abedul ocupa la mayor superficie con 10.866 cm² seguida por el haya con 5.949 cm², roble pedunculado con 2.663 cm² y brezo arbóreo con 2.327 cm². El diámetro

medio de todas las especies arbóreas es similar, entre 13 y 21 cm. El pino insigne supone una excepción con 44 cm de media si bien el número de pies es muy pequeño (3 vivos).

3.4. Mortalidad total

Teniendo en cuenta los pies muertos las especies más abundantes son las siguientes (ver tabla 2): brezo arbóreo 411 pies/ ha (68%), pino insigne 81 pies/ ha (13%), roble pedunculado 55 pies/ ha (9%) y abedul 45 pies/ ha (7%). Los datos de área basal no se han analizado, ya que en muchas ocasiones no se ha podido medir el diámetro de los tocones (sobre todo en pino). El diámetro medio de las especies mencionadas se ha obtenido tomando como muestra los pies que pudieron medirse: siendo de $4,3 \pm 1,7$ cm para el brezo arbóreo, $25,6 \pm 9,9$ cm para el pino, $6,7 \pm 5,6$ cm para el roble pedunculado y $7,5 \pm 4,4$ cm para el abedul.

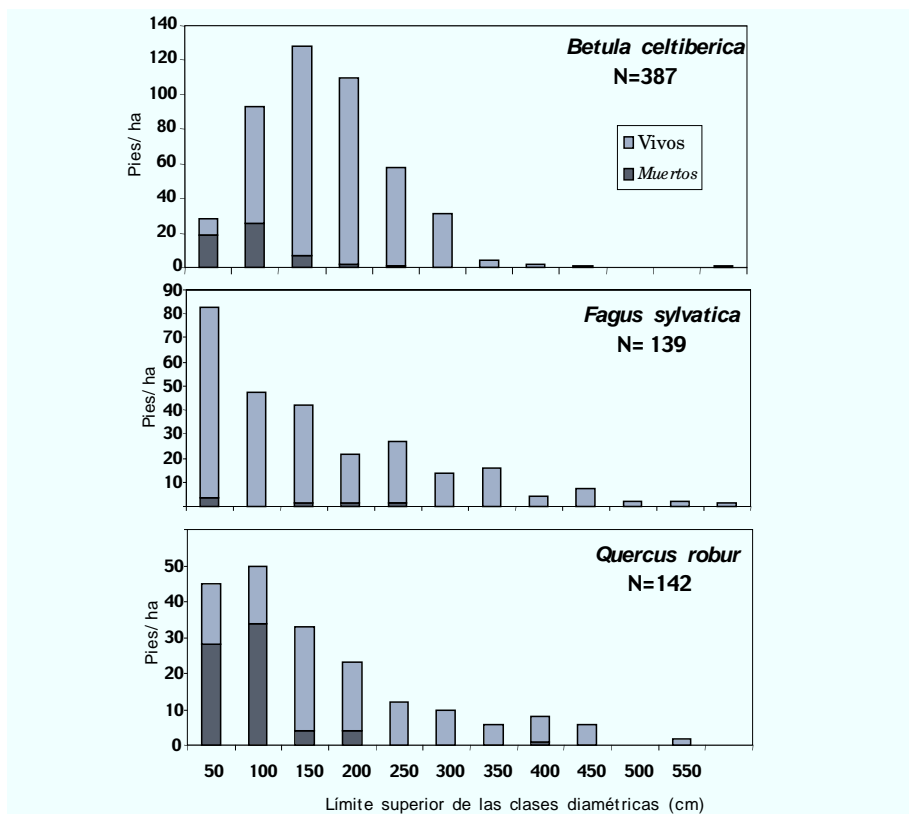
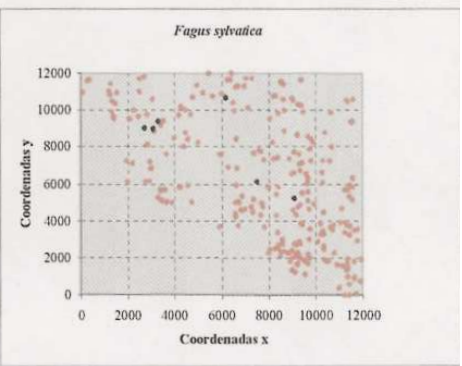
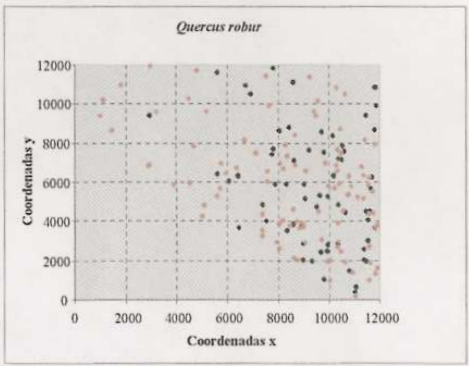
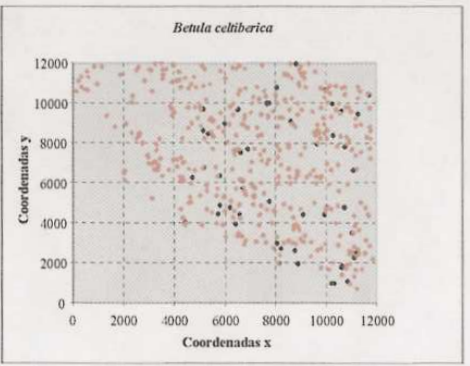
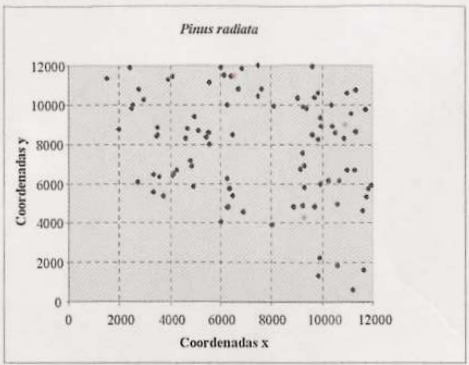
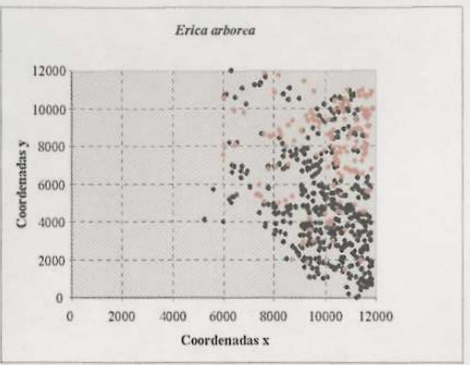


Figura 1. Distribución de los pies de las tres especies arbóreas más abundantes por clases diamétricas.

Figura 2. Distribución espacial de los pies muertos y vivos de las cinco especies más representativas de la parcela.

● Vivos
● Muertos



Si analizamos la mortalidad en las tres especies de árboles dominantes puede observarse que en el abedul y roble ésta es muy alta en las clases diamétricas inferiores (figura 1). En el caso del haya la mortalidad es muy baja en todas las clases, sólo 6 individuos están muertos. Si calculamos la mortalidad de la clase diamétrica de 2-10 cm, el 68% de los abedules, el 65% de los robles y tan solo el 2% de las hayas muere en este intervalo (ANOVA-test, $P < 0,01$).

3.5. Distribución espacial de la mortalidad

En la figura 2, se observa la distribución espacial de los pies muertos. A falta de realizar un análisis estadístico se aprecia que la mortalidad en el abedul parece estar agrupada, mientras que en el roble es más aleatoria, si bien se concentra en la parte inferior izquierda de la parcela, al igual que ocurre con el brezo arbóreo.

3.6. Distribución diamétrica

Analizando el conjunto de los pies sin considerar la pertenencia específica se observa que el 86% de los mismos tienen un diámetro inferior a 20 cm y el 92% es inferior a 25 cm. Si tenemos en cuenta las tres especies más abundantes, el 91% de los pies de abedul, el 83% de haya y el 84% de roble tienen un diámetro inferior a 25 cm (tabla 3).

Al analizar la distribución de las tres especies arbóreas más abundantes abedul, haya y roble (figura 1) se pueden diferenciar tres tipos de distribución.

	<i>Betula celtiberica</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	Todas las especies
2-5 cm	6%	23%	39%	41%
5-10 cm	27%	49%	49%	63%
10-15 cm	55%	66%	64%	76%
15-20 cm	79%	77%	73%	86%
20-25 cm	91%	84%	83%	92%
25-30 cm	98%	89%	88%	96%
30-35 cm	99%	92%	94%	98%
35-40 cm	100%	96%	96%	99%
40-45 cm	100%	99%	98%	99%
45-50 cm	100%	99%	99%	100%
50-55 cm	100%	100%	100%	100%
55-60 cm	100%	100%	100%	100%

Tabla 3: Porcentaje acumulado de pies en cada clase diamétrica para las tres especies más abundantes y para todas las especies en conjunto.

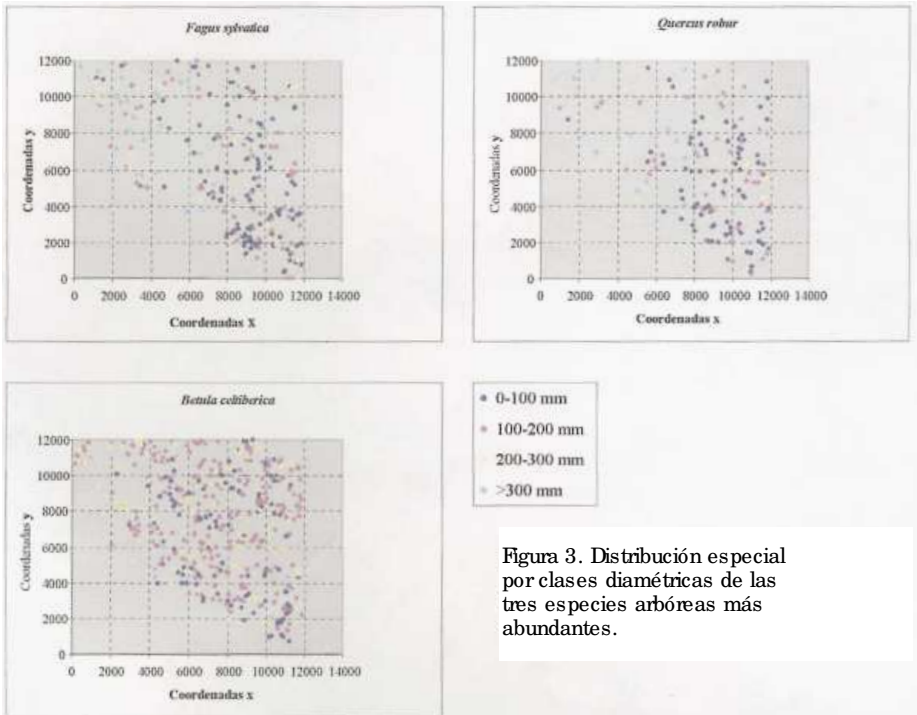


Figura 3. Distribución espacial por clases diamétricas de las tres especies arbóreas más abundantes.

El primer modelo es similar al que se da con todas las especies en conjunto, se caracteriza por tener la mayor concentración de individuos en las primeras clases de edad y a medida que aumenta el diámetro disminuye el número de individuos, estando las clases más altas pobremente representadas, este modelo se da en el haya. El segundo modelo que se observa en el roble pedunculado es similar al anterior pero en este caso observamos un ligero descenso en las clases inferiores. El tercer modelo se ajusta a una curva normal. Este modelo se da en el abedul.

3.7. Distribución diamétrica en el espacio

El mapa de distribución de los pies de diferente tamaño en la parcela muestra como el haya y el roble tienen los pies de mayor tamaño en el extremo izquierdo de la gráfica (figura 3), patrón más acusado para el caso del haya. Por el contrario el abedul, si bien tiene los individuos de tamaño más extremo en la periferia de la parcela, no muestra diferencias substanciales en cuanto a tamaño.

3.8. Patrón espacial

La figura 4 muestra el variograma de las tres especies arbóreas más abundantes en la parcela. En el abedul los valores estandarizados de la

semivarianza oscilan alrededor de uno para todas las escalas. Estos valores indican que no existe diferencia significativa entre la distribución diamétrica presente y la esperada por azar

El haya tiene un patrón muy diferente del abedul. Su variograma (figura 4) muestra valores estandarizados de semivarianza inferiores a 1 para todas las distancias, si bien los valores se van acercando a 1 conforme aumenta la distancia. Las hayas muestran un agrupamiento por tamaños diamétricos a todas las escalas.

El caso de los robles (*Quercus* spp.) es más complejo (figura 4). Aparecen valores muy bajos de semivarianza para distancias de 12, 20 y 32 m en una figura en dientes de sierra. El gráfico indica que a varias distancias en torno a estos valores se dan patrones de agrupamiento por tamaños.

4. DISCUSIÓN

4.1. Diversidad

Una de las características de este bosque es la gran riqueza de especies arbóreas. En las 96 subparcelas muestreadas se han encontrado 15 especies arbóreas, hecho que contrasta con la monoespecificidad en el estrato arbóreo de la mayor parte de los bosques ibéricos (Ferrerías & Arocena,

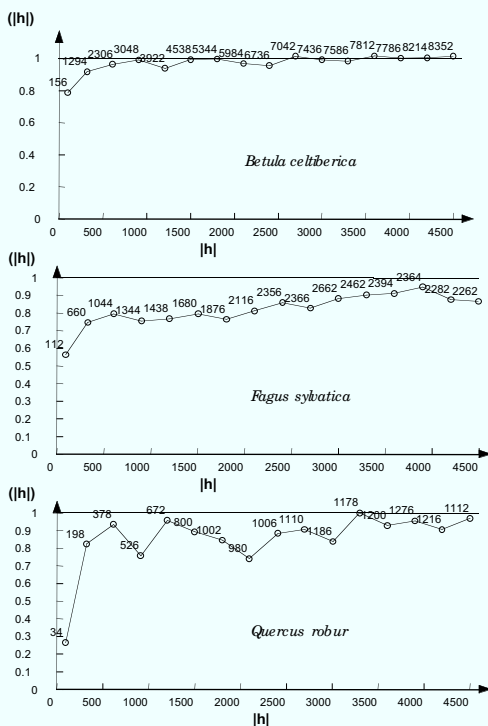


Figura 4: Variograma de las tres especies arbóreas más abundantes en la parcela. [h] : Semivarianza para el intervalo [h]; distancia en cm.

1987). Los factores que proporcionan una diversidad de condiciones ambientales para el establecimiento y crecimiento de este mayor número de plantas son los siguientes:

- La situación altitudinal de la parcela, entre los pisos colino y montano, permiten el desarrollo de especies de las dos comunidades potenciales, roble y hayedo (Loidi 1994, Loidi *et al.*, 1997).
- La juventud de la mayoría de los pies. El 92% de los pies tiene un diámetro inferior a 25 cm, hecho indicativo de un bosque joven (Yoshida and Kamitani, 1997).
- La heterogeneidad espacial de la parcela, debida entre otros factores a la variación en la pendiente entre distintas zonas de la parcela y al gradiente de humedad (Hsieh *et al.*, 1987, 1989).
- Las perturbaciones naturales originadas por la caída de árboles y ramas (Peterson and Pickett, 1995).
- Las perturbaciones antrópicas como la tala y la construcción de pistas en y en la periferia de la parcela (Hsieh *et al.*, 1987, 1989).

4.2. Historia

Los siguientes hechos nos hacen pensar que la tala de un pinar con brezo arbóreo en el que se respetaron algunos pies de haya y roble, puede ser la perturbación que originó el espacio para el asentamiento del resto de especies.

1. Las dos especies con mayor mortalidad son el pino insignie y el brezo (tabla 2). Los pinos han sido talados, mientras que en el brezo arbóreo se combina la tala con un cierto porcentaje de mortalidad natural causada por la falta de luz originada al aumentar el tamaño de las copas.
2. Todos los tocones de pino son aproximadamente del mismo tamaño, lo que indica que es una población coetánea.
3. El diámetro medio de los pies vivos de todas las especies arbóreas en conjunto es similar, con un rango que va desde 13-21 cm, excepto los tres pinos que quedan con 44 cm (tabla 2).
4. El 92% de todos los pies, vivos y muertos, de todas las especies en conjunto es inferior a 25 cm. Si se tiene en cuenta las tres especies más abundantes abedul, haya y roble el 91%, 83% y 84% de los pies respectivamente es inferior a 25 cm (tabla 3).

4.3. Especies

El abedul muestra una distribución de tamaños normal, como corresponde a una población coetánea (Hsieh *et al.*, 1988, 1989, 1990, Houle 1991).

La mortalidad aparece concentrada en las clases diamétricas inferiores ($p < 0.01$), por lo que este patrón se va alterando y quedando una curva sesgada a la derecha con predominio de las clases mayores. Esta mortalidad es comprensible en una especie heliófila que conforme aumenta la densidad del dosel arbóreo va sufriendo una mayor mortalidad. Esta disminución en las clases diamétricas inferiores se debe además de a la mortalidad, a una virtual ausencia de nuevas incorporaciones. En estos momentos no hay regeneración de abedul en la parcela, en 290 subparcelas de 1 m² no se ha detectado ni una sola plántula de abedul, a pesar de la presencia de abundantes semillas. Parece evidente la existencia de algún mecanismo inhibidor de la germinación, semejante a los mencionados en otras especies del género (Leck *et al.*, 1989), que impide su germinación en condiciones de iluminación escasa. Las semillas pasan a incorporarse al banco de semillas del bosque, esperando a que las condiciones ambientales mejoren. En un análisis de la composición del banco de semillas realizado en la parcela se confirmó la presencia de abedul (Caballero *et al.*, 1999).

La existencia de un banco de semillas unido a la gran producción de propágulos y su alta dispersibilidad sirve para explicar un patrón espacial sin agregación de tamaños. Las semillas de abedul estaban presentes en el entorno cuando se produjo el fenómeno que abrió una ventana de regeneración para esta especie, así en un espacio de tiempo muy breve se instalaron los individuos presentes en la actualidad. En estas condiciones es comprensible que no aparezca ningún tipo de agregación. El abedul, heliófilo, con semilla ligera, producida en gran número, con alta dispersibilidad, en posesión de un banco de semillas permanente y de gran duración y un crecimiento veloz y limitado a situaciones de elevada iluminación responde a las estrategias de una especie pionera en la sucesión forestal (Grime, 1989, Reyes *et al.*, 1997).

La distribución de tamaños del haya es muy diferente, asemejándose más a una curva exponencial negativa como correspondería a una población no coetánea (Hsieh *et al.*, 1990, Yoshida & Kamitami 1996). La acusada mortalidad que afecta a las clases diamétricas inferiores de robles y abedules es casi nula para el haya. Esto es explicable por el carácter ombrófilo del haya, capaz de crecer bajo dosel, especialmente en doseles de otras especies que interceptan la luz con menor efectividad como las anteriormente citadas (Blanco *et al.*, 1997, Aseguinolaza *et al.*, 1996).

El patrón espacial muestra un agregamiento por clases diamétricas que puede achacarse a la ausencia de banco de semillas para esta especie y a su tipo de dispersión, generalmente de poca distancia (barocoria), lo que hace de este árbol un pobre colonizador. Seguramente la colonización del bosque se ha apoyado en los individuos que existían cuando se produjo el fenómeno que lo originó. Es un proceso más lento que en el caso del abedul y que avanza en falange, frente al carácter ubicuo de la instalación de la anterior especie. Esta colonización tiene por el contrario una mayor dimensión temporal, manteniéndose aún en la actualidad como atestiguo el patrón de distribución diamétrica. Las características del haya: propágulo de gran

tamaño, con poca capacidad dispersiva, ausencia de banco de semillas, crecimiento bajo condiciones de baja iluminación corresponden a una especie de etapas finales de la sucesión (Grime *et al.*, 1989).

El roble, fundamentalmente *Quercus robur*, aunque aparecen numerosas formas hibridógenas con *Q. pyrenaica* y *Q. petraea*, muestra características intermedias entre el abedul y el haya. La distribución de tamaños se asemeja a la forma exponencial negativa que posee el haya, sin embargo la mortalidad está concentrada en los diámetros inferiores siendo incluso mayor que en el caso del abedul. A resultados de este hecho, la distribución de tamaños de los pies vivos se parece a una curva normal. El patrón espacial es sumamente complejo con patrones de agregación diamétrica a diferentes distancias, algo que resulta muy difícil de explicar con los datos actuales, y que pudiera deberse a varios factores, entre ellos la existencia de una gran complejidad taxonómica.

El papel del roble resulta más difícil de entender que el de las especies anteriores, pues se trata de una especie de media sombra, que por otra parte se halla en su límite altitudinal. No posee banco de semillas, sus semillas son pesadas y con poca capacidad dispersiva, aunque ocasionalmente pueda alcanzar grandes distancias por su transporte por aves (Van Hees, 1997), compartiendo estas características con el haya. Sin embargo su capacidad de crecer a la sombra es bastante inferior, por lo que la mortalidad afecta en mayor medida a los árboles más jóvenes y de menor tamaño, que no han sido capaces de alcanzar el dosel (Cho and Boerner, 1991, Tanouchi *et al.*, 1994). Por otra parte la presencia de tres especies de *Quercus*, y la heterogeneidad de la parcela complica más la interpretación de los datos.

De este estudio preliminar pueden extraerse importantes conclusiones de cara a la gestión de las masas arbóreas, especialmente de los abedulares. Estas formaciones escasas en Urkiola pero de singular interés por su singularidad no pueden ser gestionadas como un bosque climácico, ya que se trata de formaciones que en ausencia de perturbaciones desaparecerían. Probablemente con actuaciones como los aclareos, talas o plantaciones podría perpetuarse el abedular, pero alterando su dinámica natural. Parece más coherente un enfoque dinámico que promueva la instalación del abedul en aquellas áreas propicias para ello. Estos lugares serían los brezales altos de *Erica arborea*, pinares, u otras situaciones en que este y otros estudios posteriores lo aconsejen, o simplemente en zonas donde este proceso esté teniendo lugar.

En esta fase del trabajo estamos ante una foto fija del bosque, la foto de un momento concreto que permite especular acerca de los procesos que han tenido lugar para llegar a la situación actual. Es necesario esperar al resultado de trabajos de dendrocronología, al análisis de fotografía aérea y al conocimiento de la dinámica actual de regeneración para reconstruir con mayor fidelidad el pasado reciente de este bosque, y permitir elaborar modelos predictivos para el próximo futuro.

5. BIBLIOGRAFÍA

- ASEGINOLAZA, C.; GÓMEZ, D.; LIZAUR, X.; MONTISERRAT, G.; MORANTE, G.; SALA-VERRÍA, M.; URIBE-ECHEBARRIA, P.M. (1989) *Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. Vitoria.
- BLANCO, E.; CASADO, M.A.; COSTA, M.; ESCRIBANO, R.; GARCÍA, M.; GÉNOVA, M.; GÓMEZ, A.; GÓMEZ, F.; MORENO, J.C.; MORLA, C.; REGATO, P.; SAINZ, H. (1997) *Los Bosques Ibéricos*. Planeta. Barcelona.
- CABALLERO, I.; LASKURAIN, N.A.; ESCUDERO, A.; LOIDI, J.; OLANO, J.M. (1999) Estudio del banco de semillas de un abedular-hayedo en el Parque Natural de Urkiola (Bizkaia). XVII Jornadas de Fitosociología. Jaen.
- CHO, D.-S.; BOERNER, R.E.J. (1991) Canopy disturbance patterns and regeneration of *Quercus* species in two Ohio old-growth forests. *Vegetatio* 93:9-18.
- DE STEVEN, D. (1991) Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- DÍAZ, TE.; FERNANDEZ-PRIETO, J.A. (1994) La vegetación de Asturias, *Itinera Geobotánica*, 8: 243-528.
- FERRERAS, C.; AROZENA, M.E. (1987) *Guía Física de España, 2: Los Bosques*. Alianza. Madrid.
- GRIME, J.P. (1982) *Estrategias de adaptación de las plantas*. Limusa. Mexico
- JONGMAN, R.; TER BRAAK, C.; VAN TONGEREN, O. (1987) *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc Wageningen.
- HOULE, G. (1991). Regenerative traits of tree species in a deciduous forest of northeastern North America. *Holarctic Ecology* 14: 142-151.
- HSIEH, C.F.; HUANG, S.F.; HUANG, T.C. (1988) The secondary forest of Yenliao Area. *Taiwania*. 33: 47-60.
- HSIEH, C.F.; HSIEH, TH.; LIN, S.M. (1989), Structure and Succession of the Warm-temperate Rain Forest at Tschu Reservoir. *Journal of the Taiwan Museum* 42(2): 77-90
- HSIEH, C.F. (1989) Structure and Floristic Composition of the Warm-Temperate Rain Forest of the Kaoling Area. *Journal of the Taiwan Museum* 42(2):31-42.
- HSIEH, C.F.; HUANG, T.C.; HSIEH, TH. (1990) Structure and Composition of the Windward and Leeward Forests in the Wushipi Nature Preserve, Northeastern Taiwan. *Journal of the Taiwan Museum* 43 (2):157-166.
- HSIEH, C.F.; HUANG, T.C.; YANG, K.C.; HUANG, S.F. (1990) Vegetation patterns and structure of a secondary forest on Mt. Lonlon, northeastern Taiwan. *Taiwania*, Vol.35, N.º 4, 207-220.
- LECK, M.A.; PARKER, Y.T.; SIMPSON, R.L. (1989) *Ecology of soil seed banks*. San Diego CA, Academic Press. 462 pp.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M.J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.

- LOIDI, J.; HERRERA, M.; BIURRUN, I. (1994) *Datos sobre la vegetación del País Vasco y zonas limítrofes (La vegetación del Parque Natural de Valderejo)*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. Vitoria.
- LOIDI, J.; BIURRUN, I.; HERRERA, M. (1997) La vegetación del Centro-Septentrional de España. *Itinera Geobotánica* 9: 161-618.
- 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. *Végétatio*, 98:97-111.
- MAIHERON, G. (1963) Principles of geostatistic. *Economic Geology* 58: 1246-1266.
- 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. *Végétatio* 103: 105-112.
- PANNATIER, Y. (1996) Variowin. *Software for spatial data analysis in 2D*. Springer Verlag.
- PETERSON C.J.; PICKETT, S.T.A. (1995) Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology*, 76(3): 763-774.
- PICKETT, S.T.A.; COLLINS, S.L.; ARNESTO, J.J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53: 335-371.
- POLUNIN, O.; WALTERS, M. (1989) *Guía de la vegetación de Europa, Omega*. Barcelona.
- REYES, O.; CASAL, M.; TRABAUD, L. (1997) The influence of population, fire and time of dissemination on the germination of *Betula pendula* seeds. *Plant Ecology* 133: 201-208.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1987) *Memoria del mapa de series de vegetación*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- ROSSI, J.P. (1996) Statistical tool for soil biology. XI Autocorrelogram and Mantel test. *Eur. J Soil Biol.* 32(4): 195-203.
- ROSSI, J.P.; LAVELLE, P.; TONDOH, J.E. (1995) Statistical tool for soil biology. X Geostatistical analysis. *Eur. J Soil Biol.* 31(4): 173-181.
- ROSSI, R.; MULLA, D.; JOURNEL, A.; FRANZ, E. (1992) Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62(2): 277-314.
- TANOUCHE, H.; SATO, T.; TAKESHITA, K. (1994) Comparative studies on acorn and seedling dynamics of four *Quercus* species in an evergreen broad-leaved forest. *J. Plant Res.* 107: 153-159.
- YOSHIDA, T.; KAMITANI, T. (1997) The stand dynamics of a mixed coppice forest of shade-tolerant and intermediate species. *Forest Ecology and Management* 95 (1997) 35-43.
- HEES, A.F.M. (1997) Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci. For.* 54: 9-18.

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 Iñaki Irizar su colaboración y al laboratorio de botánica de la UPV/ EHU por permitir el uso del local y de sus materiales. Este trabajo ha contado con una ayuda a la investigación otorgada por Eusko Ikaskuntza-Sociedad de Estudios Vascos.