

LA SUCESIÓN EN LOS BOSQUES DE *PINUS UNGINATA* DEL PIRINEO. DE LOS ANILLOS DE CRECIMIENTO A LA HISTORIA DEL BOSQUE

ORIOI BOSCH¹ Y EMÍLIA GUTIÉRREZ²

RESUMEN

El patrón de sucesión a largo plazo en los bosques subalpinos de *Pinus uncinata* y su relación con el régimen de perturbaciones al que se ven sometidos se analizan aquí, tomando como referencia el modelo de sucesión de PEET & CHRISTENSEN (1987). Por métodos dendrocronológicos, utilizando datos de árboles vivos y muertos, se han reconstruido los últimos 140-220 años de la historia de tres bosques suficientemente viejos y poco alterados, al menos recientemente, por el hombre.

Los resultados ponen de manifiesto ciertas regularidades importantes en la secuencia y en la duración de las fases de la sucesión observadas en la escala espacial que nos permite el muestreo realizado (un transecto lineal de 280-350 metros). De una larga fase de iniciación (110-140 años) se pasa casi directamente a una fase de transición, con escasa evidencia de una fase intermedia de exclusión. Este patrón de sucesión, causado por la lentitud y la heterogeneidad espacial de la fase de iniciación y por un régimen de pequeñas perturbaciones dispersas y frecuentes que aparecen muy pronto, es similar al observado en otros bosques subalpinos y ambientes extremos y representa una desviación respecto del modelo de referencia. La tasa media de mortalidad natural de los árboles adultos durante las últimas 4-6 décadas ha sido, respectivamente para los tres bosques, de 6,2, 1,4 y 5,7% por década. Estas tasas son lo suficientemente bajas como para permitir una larga persistencia en la fase de transición de la cohorte dominante —la instalada durante la fase de iniciación—, en declive pero al mismo tiempo inhibiendo la aparición masiva de regeneración. Ello hace previsible una dinámica de la estructura y la funcionalidad del bosque muy fluctuante a largo plazo en la escala espacial estudiada, aunque en su origen puede encontrarse la mano del hombre a través de una perturbación inicial homogeneizadora.

Palabras clave: *Pinus uncinata*, dendrocronología, dendroecología, reconstrucción, historia del bosque, mortalidad, regeneración, perturbación, sucesión, escala espacial.

SUMMARY

We analyse the long-term successional patterns in subalpine forests of *Pinus uncinata* in the Pyrenees and their relationship to the disturbance regime using PEET & CHRISTENSEN's (1987) succession model as reference. Taking into account both currently living and dead trees, we reconstruct through dendrochronological methods the history of the last 140 to 220 years in three old-growth stands sufficiently free of recent anthropogenic disturbances.

¹ Departament d'Ecologia. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona.
E-mail: oriol@porthos.bio.ub.es.

² Departament d'Ecologia. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona.
E-mail: emilia@porthos.bio.ub.es.

The results show some outstanding regularities in the sequence and duration of the successional phases observed at the spatial scale of 280 to 350 m of forest transects. A long-lasting establishment phase (110 to 140 years) is followed almost directly by a transition phase, with weak evidence of an exclusion or self-thinning stage in between. This pattern of succession, due to the slowness and spatial heterogeneity of the establishment process and to a regime of frequent, small and scattered natural disturbances starting soon, is similar to that observed in other subalpine forests and extreme environments, and it represents a deviation from the reference model. The average natural mortality rate of adult trees over the last 4 to 6 decades was, respectively for the three stands analyzed, 6.2, 1.4 and 5.7% per decade. These rates are low enough to allow a long persistence of the dominant cohort—the one established during the initiation phase—in the transition phase, suppressing the regeneration in spite of its slow decline. This suggests a long-term fluctuation of the forest structure and function, at least at the spatial scale studied here, although the influence of man could still be in its origin in the form of a major, large-scale disturbance in the past.

Key words: *Pinus uncinata*, dendrochronology, dendroecology, forest reconstruction, forest history, mortality, regeneration, disturbance, succession, spatial scale.

INTRODUCCIÓN

El pino negro (*Pinus uncinata* Ram.) es la principal especie arbórea de la alta montaña pirenaica, donde forma los bosques considerados climáticos por encima de 1600 m s.n.m. (FOLCH *et al.* 1984), aunque en zonas de los Alpes a menudo coexiste con otras coníferas. Las poblaciones de muchas especies de vegetales, hongos y animales que habitan estos bosques dependen en un modo u otro de ciertas características estructurales de los mismos. A su vez, éstas pueden variar con el tiempo debido a la constante transformación que experimenta el bosque a largo plazo como resultado de la permanente acción antagonista y asimétrica del proceso constructivo, lento, de desarrollo y de los repentinos episodios de desorganización y mortalidad, esporádicos y relativamente imprevisibles, que en su conjunto constituyen el régimen de perturbaciones (DRURY & NISBET 1973; MARGALEF 1991).

Esta constante transformación, a la que se ha dado el nombre de sucesión, es hoy un proceso muy estudiado y bastante conocido en muchos bosques de las regiones templadas y boreales, aunque mucho menos en el caso de los bosques subalpinos del Pirineo. Aquí se nos plantean numerosos interrogantes, sobre todo desde una perspectiva a largo plazo, ya que implica una

escala temporal muy superior a la de cualquier estudio e incluso a la vida de las personas y, además, la omnipresente acción del hombre dificulta la observación y la interpretación de los procesos naturales que tienen lugar a esa escala.

Algunos de estos interrogantes tienen que ver con la persistencia de estos bosques: siendo *P. uncinata* una especie básicamente pionera, heliófila y colonizadora de espacios abiertos (CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE 1979; BOSCH *et al.* 1992), el balance que ha de existir entre mortalidad y regeneración para asegurar su persistencia a nivel de paisaje necesita de cierta escala espacial y temporal, por debajo de la cual dichos procesos poblacionales no se equilibran. La cuestión puede ser, entonces, si realmente existe tal equilibrio a cierta escala y cuál es la escala.

Sea como sea, ese hipotético balance debe ser consecuencia, por un lado, del régimen de perturbaciones y, por otro lado, de cómo responde el sistema recolonizando el espacio perturbado y volviendo a desarrollar el bosque. Estos dos aspectos complementarios de la sucesión son lo que pretendemos poner de manifiesto en este trabajo, utilizando nuevos métodos de reconstrucción del pasado, para poder precisar las escalas a las que tienen lugar los procesos mencionados.

Para describir la sucesión hemos adoptado como marco teórico e hipótesis de trabajo el modelo conceptual de PEET & CHRISTENSEN (1987), que integra claramente los conceptos de perturbación, su régimen y sus efectos sobre el sistema como aspectos indisociables de la propia sucesión; es decir, un marco conceptual coincidente con lo apuntado al principio. Este modelo, hoy comúnmente aceptado y contrastado en muchos ámbitos y comunidades forestales de todo el mundo, describe la sucesión como un proceso continuo en el que se pueden distinguir cuatro etapas fundamentales: establecimiento o iniciación, exclusión por competencia, transición, y estado estacionario. Éste último, que en función del régimen de perturbaciones puede alcanzarse o no, es un estado dinámico que representa el esperado balance entre mortalidad y regeneración en una determinada escala espacial que integraría diferentes «manchas» situadas en las distintas fases precedentes. Así, este estado difiere del concepto clásico de clímax, al que sustituye, ya que deja espacio a las especies pioneras de las primeras etapas para que también formen parte de él.

En el terreno metodológico, las aproximaciones históricas al estudio de la sucesión a menudo se han basado en secuencias espaciales de comunidades supuestamente de diferente edad o estado sucesional. Sin embargo, este enfoque conlleva ciertas dificultades de interpretación, debidas a la frecuente imposibilidad de asegurar una homogeneidad suficiente en las condiciones ambientales y en los factores históricos que marcan fuertemente el desarrollo de cada bosque (MILES 1979; GLENN-LEWIN & VAN DER MAAREL 1992). En este trabajo hemos desarrollado una técnica de reconstrucción detallada del pasado del bosque mediante el uso de la información contenida en los anillos de crecimiento de árboles vivos y muertos. Este método se ha aplicado con éxito a tres bosques de *P. uncinata* en diferentes zonas del Pirineo, cuyos resultados se presentan aquí. Su base es la datación precisa de los nacimientos y muertes de árboles producidos a lo largo del tiempo, a lo largo de un transecto de 280 a 350 metros de longitud. Esta aproximación nos permite extraer una información detallada y datada sobre

los cambios que se producen con el tiempo en la estructura del bosque a esa escala espacial, de una forma comparable a la información que se obtendría de la observación continua a largo plazo. En particular, los tres bosques analizados aquí nos han permitido identificar y observar en su historia reciente las distintas etapas de la sucesión y su duración, así como ciertas generalidades comunes a los tres bosques.

LOCALIDADES ESTUDIADAS Y MÉTODOS

Localidades

En este trabajo se presentan resultados correspondientes a tres bosques situados en distintas zonas del Pirineo y en diferentes condiciones topográficas y de sustrato. Datos generales descriptivos sobre los mismos se encuentran en la tabla 1. Estos tres sitios fueron elegidos tras un examen sobre el terreno, pues su estructura y aspecto general sugerían que se trataba de bosques abandonados a su propia dinámica natural, con escasa o nula intervención humana por un intervalo de tiempo suficientemente largo. La presencia de árboles de gran tamaño, de árboles muertos por distintas causas naturales y de cierta heterogeneidad en la estructura espacial, con claros, eran evidencias de su alejamiento respecto de las fases iniciales de la sucesión.

Métodos de campo

El muestreo de cada bosque se llevó a cabo mediante un transecto compuesto de 15 puntos alineados según la curva de nivel y separados por una distancia fija (25 m en PU-6 y PU-13, 20 m en PU-12). En cada uno de ellos se estratificó el muestreo para las distintas categorías de árboles preestablecidas según un criterio de tamaño: árboles adultos (diámetro $dap \geq 7.5$ cm), jóvenes ($dap < 7.5$ cm y altura $h \geq 50$ cm), pimpollos ($h < 50$ cm) y árboles muertos ($dap \geq 7.5$ cm). Una exposición detallada de este método se encuentra en el apéndice 1.

El método del transecto fue elegido porque era más apropiado con respecto al planteamiento y

TABLA 1
DATOS GENERALES DE LAS LOCALIDADES MUESTREADAS
[GENERAL DATA FROM THE STUDY SITES.]

	Bosque PU-6	Bosque PU-12	Bosque PU-13
Datos generales			
Topónimo	Pinar de Erill	Cap de Rec	Baga de la Llosa
Localidad y comarca	Valle de Boí L'Alta Ribagorça	Llés, La Cerdanya	Setcases, El Ripollès
Temperatura media anual ¹	5 °C	4.1 °C	4.2 °C
Pluviosidad anual ²	1168 mm ³	743 mm ⁴	1112 mm ⁵
Zona muestreada			
Altitud	1900 m s.n.m.	2060 m s.n.m.	2050 m s.n.m.
Coordenadas	42° 31' 30" N 0° 48' 20" E	42° 26' 0" N 1° 40' 20" E	42° 25' 0" N 2° 17' 45" E
Exposición	NE	SW	S
Pendiente	32°	12°	27°
Sustrato geológico	Esquistos	Granítico	Gneis
Profundidad del suelo	Profundo	Superficial	Superficial
	Saxifraga-	Genisto-	Genisto-
Comunidad vegetal ⁶	<i>Rhododendretum pinetosum uncinatae</i>	<i>Arctostaphyletum pinetosum</i>	<i>Arctostaphyletum pinetosum</i>
Área basal (m ² /Ha)	40.8 m ² /Ha	47.9 m ² /Ha	54.8 m ² /Ha
Densidad de árboles (diámetro > 7.5 cm)	591 pies/Ha	714 pies/Ha	485 pies/Ha
Densidad de árboles (diámetro > 17.5 cm)	463 pies/Ha	488 pies/Ha	469 pies/Ha

Los datos climáticos se obtuvieron de las estaciones meteorológicas más próximas, que suelen estar a una altitud inferior. (1) Para la temperatura se tomó la media de las estaciones más próximas y se corrigió por la altitud en base al gradiente adiabático. (2) Para la pluviosidad simplemente se promediaron los datos de las estaciones más próximas. (3) Media de tres estaciones situadas en promedio a 4.3 km del sitio de muestreo y a una altitud media de 1240 m. (4) Media de dos estaciones situadas en promedio a 16 km del sitio de muestreo y a una altitud media de 1110 m. (5) Media de tres estaciones situadas en promedio a 11.8 km del sitio de muestreo y a una altitud media de 1660 m. (6) Según la clasificación de Carrillo & Ninot (1992).

[The climatic data were obtained from the closest meteorological stations, which are usually located at lower altitudes. (1) The temperature was averaged from the closest stations and corrected for the elevation on the basis of the adiabatic gradient. (2) The rainfall is simply the average from the closest stations: (3) average of data from three stations located at 4.3 km in average from the sampling site and at an average elevation of 1240 m; (4) average of data from two stations located at 16 km in average from the sampling site and at an average elevation of 1110 m; (5) average of data from three stations located at 11.8 km in average from the sampling site and at an average elevation of 1660 m. (6) According to the classification given by Carrillo & Ninot (1992).]

a los objetivos de este trabajo que los métodos de parcela cerrada, presentando ciertas ventajas en este sentido. Por un lado, el transecto distribuye el mismo esfuerzo de muestreo en un espacio mayor, superando la dimensión de posibles «manchas» de estructura homogénea y diferenciada del resto. Por otro lado, se evita la decisión de fijar *a priori* la superficie de muestreo; en su lugar, sólo se establece *a priori* la longitud del transecto, con lo que quedan determinados el número de puntos de muestreo y el tamaño muestral de árboles adultos. Además, este método permite obtener estimaciones de la varianza de la densidad de árboles.

En la práctica, los tres transectos cubrieron una longitud desde 280 a 350 m, siendo esta distancia similar, según nuestra experiencia, a las dimensiones que a menudo tienen sectores de bosque que presentan unas condiciones topográficas y un pasado (perturbaciones, uso, gestión,...) aproximadamente homogéneos y que, por lo tanto, encajan en el concepto de rodal o *stand* habitual en la ecología forestal.

Muestreo de árboles vivos

En cada punto de muestreo se seleccionaron 4 árboles adultos por el método de los cuadrantes

de COTTAM & CURTIS (1956). De todos ellos se anotó el diámetro a 1.30 m de la base (dap), se tomaron datos relativos a la posición y condición de su copa, su grado de exposición a la radiación solar directa y otras observaciones, y se extrajo un testigo de la base del tronco mediante una barrena tipo Pressler para determinar su edad. De dos de los cuatro árboles (sistemáticamente de los cuadrantes primero y tercero) se sacó también otro testigo a la altura estándar de muestreo (1.30 m) para obtener su serie de crecimiento anual.

También en cada punto, los árboles jóvenes fueron muestreados en un rectángulo de área variable en función de la distancia entre los árboles adultos muestreados en el mismo punto. De ellos se anotaron el diámetro en la base y a 1.30 m, la altura, datos relativos a la posición y exposición de su copa, y se estimó su edad por recuento de los verticilos a lo largo del tronco, cuando éstos eran suficientemente reconocibles en la corteza hasta la base. En caso contrario se extrajo con la barrena un testigo de la base.

Los pimpollos fueron muestreadas en cada punto en un cuadrado de 1 m² de superficie y, para cada uno, se anotó su diámetro basal, la altura, la exposición a la luz directa y la edad, por recuento de los verticilos.

Se obtuvieron rodajas basales de una submuestra de jóvenes y pimpollos para verificar la correspondencia entre el número de verticilos y la edad obtenida por los anillos de crecimiento.

Muestreo de árboles muertos

En cada punto del transecto se inventariaron todos los árboles muertos cuya base se encontrara a menos de 5 m del punto central, y cuyo dap (medido o estimado) fuera igual o superior a 7.5 cm. En cada uno se anotó siempre que fue posible el diámetro a 1.30 m del suelo y en la base, la altura total y, finalmente, una descripción del tipo de resto (tocón, árbol en pie, árbol tumbado desarraigado o roto), del estado de deterioro y descomposición de sus distintas partes (véase apéndice 2), así como cualquier observación relacionada con las posibles causas

de su muerte. Además, de una submuestra de estos árboles muertos se obtuvieron testigos o rodajas de la base y a cierta altura del tronco (entre 1 y 2 metros, cuando fue posible) para datar, respectivamente, la germinación y la muerte del árbol. Esto se practicó, especialmente, en aquellos restos en los que la integridad del tronco y el estado de la madera ofrecían mayores posibilidades de proporcionar una datación fiable.

Métodos de laboratorio

Para cada una de las tres localidades se estableció una cronología maestra de referencia para la datación, inicialmente sólo a partir de muestras de árboles vivos. Posteriormente, una vez datados los árboles muertos pudieron incorporarse algunos de éstos con el objeto de extender la serie hacia atrás en el tiempo.

La metodología utilizada para establecer la serie maestra fue la estándar norteamericana de la datación dendrocronológica. Es decir, se realizó una primera datación por el método gráfico del *skeleton plot* (STOKES & SMILEY 1968) y luego se midieron las series de anillos y se compararon por métodos estadísticos (HOLMES 1983), para contrastar y confirmar los resultados de la primera datación. Todas las dataciones se corroboraron después visualmente sobre las propias muestras, como es preceptivo en dendrocronología (BAILLIE 1982; PILCHER 1990). Para ello se utilizó información complementaria de los anillos tal como la proporción y color de la madera tardía, marcas de heladas, etc. (SCHWEINGRUBER 1990). En muchas muestras de datación difícil, esta información ya tuvo que ser utilizada inicialmente en la datación por *skeleton plot*.

En el caso particular del Pinar de Erill, la baja sensibilidad (variabilidad interanual) de las series de anillos en general y la baja frecuencia de anillos marcadores disminuyeron notablemente la eficacia de la metodología estándar americana, especialmente en la datación de los árboles muertos, por lo que en ese caso se aplicó la europea (BAILLIE 1982) con mayor éxito. En particular, se usó el programa TSAP (RINN 1996) para aplicar simultáneamente distintos algoritmos estadísti-

cos europeos de datación sobre las series de grosor de los anillos y, después, se procedió a la datación visual preceptiva sobre las muestras, como se ha descrito más arriba.

Mediante la datación del anillo que rodea la médula en las muestras basales, se determinó el año de germinación de cada individuo y por lo tanto su edad actual. Para las muestras que no alcanzaban la médula se utilizó una aproximación basada en la estimación de la distancia omitida hasta aquella y en la tasa inicial de crecimiento de los demás árboles coetáneos cuya muestra sí incluía la médula (véase apéndice 3).

La datación de los anillos de las muestras de árboles muertos permitió determinar con precisión, en la mayoría de los casos, la fecha del último anillo formado, que se interpretó como el año de muerte del árbol. Sin embargo, en algunos casos inevitablemente permanece cierto grado de incertidumbre al respecto, puesto que, como es sabido, los árboles, en ciertas situaciones de enfermedad o estrés extremo, pueden formar anillos parciales—sólo en una parte o en un lado del tronco— que pueden estar completamente ausentes en una muestra y sesgar así la datación de su muerte.

Con los datos de los árboles muertos datados dendrocronológicamente, se estableció para cada localidad una calibración entre el grado de deterioro de los restos y su antigüedad. Luego esta calibración se usó para estimar el año de muerte de los restantes árboles muertos, a partir de su grado de deterioro. Para poder establecer y luego usar estas calibraciones, se discretizó previamente el proceso de descomposición en distintas categorías sucesivas y se asignó a cada árbol muerto la categoría correspondiente, a partir de la descripción de campo de su grado de deterioro. Una descripción de dichas categorías y su calibración se encuentra en el apéndice 2.

Categorizaciones similares se han utilizado a veces como indicadores cualitativos de antigüedad relativa, aunque a menudo no se han calibrado con su antigüedad real (HENRI & SWAN 1974; RAPHAEL & MORRISON 1987; LERTZMAN & KREBS 1991; LERTZMAN *et al.* 1996). Sin embargo, en el caso de *P. uncinata* ya fue utiliza-

da recientemente una calibración de este tipo en una reconstrucción de la dinámica de los claros de bosque (BOSCH & GUTIÉRREZ 1996).

Una importante limitación de estas calibraciones es su baja resolución temporal, debida a la gran varianza de la tasa de descomposición de los restos de árboles muertos. En los tres bosques muestreados, la resolución de la datación por este método está alrededor de una década. Por esta razón, junto a la incertidumbre en la datación exacta de algunos árboles muertos muestreados, en este trabajo se dan resultados de mortalidad por décadas en vez de mortalidades anuales, a pesar de que para una parte de los árboles (aquellos derribados por el viento o la nieve, etc.) se conozca el año exacto de muerte.

Por otro lado, para cada árbol muerto se clasificó su tipo de mortalidad (o tipo de causa de muerte) en una de las tres categorías generales siguientes:

1. Intervención humana directa: tala (el árbol muere «súbitamente» al ser cortado).
2. Perturbaciones de origen meteorológico—viento, fuertes nevadas,...— que causan una muerte repentina de los árboles al ser rotos por el tronco, por la copa o desarraigados.
3. Procesos de tipo biótico o fisiológico, de manifestación más lenta, que suelen dejar los árboles muertos en pie y enteros: infecciones o enfermedades fúngicas, parásitos y diferentes clases de estrés, incluyendo los causados por competencia, sequía, etc.

Esta clasificación simplificada de las causas de muerte es consecuencia, paradójicamente, de la complejidad real de las mismas y de la dificultad para determinarlas con mayor exactitud, lo que implicaría un coste de tiempo y recursos que sitúa este objetivo fuera del alcance de este trabajo. Dicha complejidad viene dada por la multiplicidad de factores causantes o desencadenantes de mortalidad (WORRALL & HARRINGTON 1988), que además a menudo se presentan simultáneamente en una complicada interacción (MANION 1981; KOZLOWSKI *et al.* 1991; REICH & VAN DER KAMP 1992). Por esta misma razón esta clasificación simplificada es

parecida a las manejadas por WORRALL & HARRINGTON (1988), LERTZMAN & KREBS (1991), PERKINS *et al.* (1992) y LERTZMAN *et al.* (1996), y coincide con los conceptos de «*sudden gaps*» y «*gradual gaps*» de KRASNY & WHITMORE (1992).

En este trabajo, la clasificación del tipo de mortalidad de cada árbol se realizó mediante un diagnóstico individual, basado en las correspondientes observaciones externas anotadas y, para aquellos de los se obtuvieron y analizaron muestras del crecimiento, basado también en evidencias visibles en las series de anillos. Éstas a menudo son decisivas, ya que en muchos casos los síntomas externos no reflejan todos los factores desencadenantes o su orden de aparición.

Análisis de los datos y reconstrucción de la historia del bosque

Identificación e interpretación de los aumentos bruscos del crecimiento

Para cada árbol adulto muestreado a 1.30 m y para cada árbol muerto datado se analizó su serie de anillos, para detectar cualquier aumento súbito y duradero del crecimiento ocurrido en algún momento de su vida. La identificación se llevó a cabo de forma automatizada por el método estándar de la comparación del crecimiento medio de periodos consecutivos (véase apéndice 4). Este tipo de alteración de la tasa de crecimiento se interpreta habitualmente como la respuesta del árbol a una perturbación acontecida en su entorno inmediato, que ha liberado recursos y eliminado competencia. Así, la proporción de árboles de un sitio que muestran sincrónicamente esa respuesta en un año o periodo concreto, se utiliza como índice de la intensidad de la perturbación sufrida por el bosque en dicho periodo (LORIMER 1980; GLITZENSTEIN *et al.* 1986; FRELICH & LORIMER 1991).

En realidad, este índice fue pensado para el caso de bosques templados densos dominados por especies de regeneración tolerante a la sombra (LORIMER 1980; LORIMER & FRELICH 1989), ya

que suelen albergar un abundante estrato regenerador, capaz de reemplazar rápidamente la bóveda tras una perturbación. En esta situación, la respuesta del crecimiento de esos árboles jóvenes es muy marcada y brusca y el área que ocupan al cabo de los años refleja, con razonable exactitud, el área afectada por la perturbación que les permitió acceder a la bóveda; entonces, un muestreo adecuado permite incluso reconstruir con detalle espacial las perturbaciones ocurridas (DANIELS 1994). En cambio, el comportamiento distinto de la regeneración de *P. uncinata*, que suele establecerse en claros o espacios ya abiertos, implica que raramente presenta respuestas de este tipo: Éstas suelen producirse, en cambio, en árboles ya adultos, integrantes de la bóveda, a causa de la eliminación de competencia lateral, con lo que, por un lado, la correspondencia espacial con el área perturbada queda algo desdibujada y, por otro lado, la naturaleza de la respuesta suele ser más gradual y más variable en magnitud, duración y retardo desde el momento de la perturbación. A pesar de ello, siguen siendo un valioso indicio de perturbaciones ocurridas en el pasado, especialmente cuando no se dispone de evidencias más directas y, por esta razón, las hemos empleado aquí como tales. Concretamente hemos calculado el índice de perturbación (% de árboles con respuesta significativa) para cada década natural de la reconstrucción.

Para la identificación de las respuestas del crecimiento en cada serie se probaron, además, otros métodos alternativos al citado antes, dado que éste presenta algunos puntos débiles. En particular, implica cierta arbitrariedad en la decisión de los valores de los parámetros utilizados para discriminar entre respuestas «significativas» y fluctuaciones «no significativas». Además, la comparación de medias que utiliza no puede reforzarse con un test estándar de significación estadística por tratarse de datos de series temporales autocorrelacionados (MCDOWALL *et al.* 1980). Sin embargo, los resultados de los métodos alternativos no demostraron ninguna mejora importante en eficacia ni en simplicidad, con respecto al método estándar, ni redujeron su arbitrariedad.

Entre los métodos alternativos que se probaron vale la pena destacar, por su desarrollo teórico, el

de la detección de intervenciones (CHANG & TIAO 1983) y su aplicación a la dendrocronología, tal como proponen DOWNING & McLAUGHLIN (1990). A diferencia de los resultados mostrados por estos últimos, en nuestro caso este método, después de ajustar individualmente a cada serie original de crecimiento un modelo ARIMA, detectó gran cantidad de intervenciones significativas pero ininterpretables como respuestas de los árboles a perturbaciones (BOSCH *et al.*, en preparación). Para filtrar todo este ruido detectado, por lo tanto, habría que establecer «a priori» y también de forma arbitraria, como en el método clásico, ciertos valores umbral en una serie de parámetros cuyo significado, además, está menos directamente relacionado con el problema que se trata.

Reconstrucción de la estructura del bosque y estimación de la tasa de mortalidad

A partir de los datos de diámetro actual de cada árbol y de su serie de crecimiento radial se reconstruyó, anualmente, su diámetro hacia el pasado, obteniéndose así para cada árbol vivo o muerto —muestreado y datado— la serie temporal correctamente datada de su diámetro. Para maximizar la exactitud de esta reconstrucción, el método concreto utilizado incorpora correcciones que tienen en cuenta el grosor y crecimiento de la corteza y otros sesgos o errores habituales de las medidas del crecimiento debidos a la frecuente excentricidad de los anillos, la contracción de las muestras al secarse, etc. (véase apéndice 5).

Por otro lado se reconstruyó también, de forma estimada, la serie temporal del diámetro de cada árbol vivo o muerto del transecto que no fue muestreado. El método de reconstrucción se basó en las tasas de crecimiento de los árboles muestreados, asumiendo que éstas, obtenidas de la mitad de todos los árboles adultos, constituyen una buena estimación de las tasas de los árboles no muestreados, es decir, de la otra mitad (véase apéndice 6).

Una vez obtenida la reconstrucción de todos los árboles vivos y muertos del transecto, se unieron todas las series en una única base de datos,

para facilitar un seguimiento y control detallado de la evolución demográfica de la población. Sobre esta base de datos se «remuestreó» la población al final de cada década, para obtener su distribución de frecuencias de clases diamétricas y su densidad a lo largo de todo el periodo reconstruido. Se obtuvo también la densidad de árboles que murieron durante cada década y de ahí se calculó la tasa de mortalidad por década (conjunta y por tipos de mortalidad):

$$m_t = \frac{M_t / N_t}{\Delta t}$$

donde M_t es la densidad de árboles muertos durante la década t , N_t es la densidad de árboles vivos al principio de la década t , y Δt es, en este caso, de 10 años.

Aunque en numerosas publicaciones también es frecuente el uso de la formulación derivada del modelo exponencial de la mortalidad (es decir, asumiendo que el proceso y las variables son continuos), es más común la forma lineal utilizada aquí (es decir, asumiendo que el proceso y las variables son discretos). En la práctica, a menudo el cálculo se basa en un número relativamente reducido de individuos entre los que se producen uno o unos pocos episodios discretos de mortalidad, por lo que dista del caso ideal de un proceso continuo en una población grande. Además, al tratarse de valores bajos de mortalidad, los resultados obtenidos de las dos formas son prácticamente idénticos.

En los cálculos de la densidad y de las tasas de mortalidad se tuvieron en cuenta sólo aquellos árboles con $dap \geq 17.5$ cm en la correspondiente década, para asegurar que intervenían sólo árboles de bóveda; es decir, aquellos más susceptibles de ser eliminados por una perturbación y abrir así un claro capaz de ser ocupado por nuevos individuos. En otras palabras, de ese modo la tasa de mortalidad se corresponde con las tasas de renovación de la bóveda y de aparición de claros.

La significación estadística de las estimaciones de la tasa de mortalidad pueden ser uno de los puntos débiles de los resultados, puesto que están sujetas a muchas fuentes de variación o error de difícil control. Por un lado, está la propia varia-

bilidad espacial y temporal intrínseca de la mortalidad; por otro lado, estas estimaciones se basan en tamaños muestrales relativamente pequeños y en estimaciones de la densidad y la estructura de tamaños del bosque en el presente y en el pasado, estimaciones a su vez sujetas a cierto grado de error. Así, las tasas de mortalidad calculadas en este trabajo deben considerarse con esta limitación. Orientativamente, se ha calculado para cada bosque el intervalo de confianza del 95% para la mortalidad media global, teniendo en cuenta sólo la varianza de la densidad de árboles muertos detectada a través del muestreo, de modo que se trata de una aproximación por defecto al intervalo de confianza. Los límites de confianza se obtuvieron por el método de la distribución de Poisson (KREBS 1989) a partir del número total de árboles muertos incluidos en la muestra, después de comprobar en cada caso el ajuste a dicha distribución del número de árboles muertos por punto de muestreo.

Finalmente, hay que tener presente que el método de reconstrucción descrito tiene una limitación evidente a causa de la descomposición y la desaparición de los árboles muertos. El

año de germinación, el diámetro año por año, los aumentos repentinos del crecimiento, etc. son datos que sólo pueden conocerse de los árboles supervivientes en el momento del muestreo y, como máximo, de los que han muerto durante las últimas décadas. De los que vivieron en el bosque, murieron y ya desaparecieron también ha desaparecido la información que contenían sobre la historia del bosque. Por esta razón las tasas de mortalidad pudieron ser estimadas, según la localidad, sólo para las últimas cinco o seis décadas. Más allá, la reconstrucción del bosque es progresivamente más incompleta y menos fiable, aunque todavía es interpretable a través de indicadores indirectos, tales como la estructura de edades y las tasas de crecimiento iniciales de los supervivientes.

RESULTADOS

Pinar de Erill (PU-6)

El transecto cubrió una distancia de 350 m. Los datos básicos de la muestra aparecen en la tabla 2.

TABLA 2
DATOS DE LA MUESTRA DEL PINAR DE ERILL (PU-6)
[BASIC SAMPLE DATA FROM PINAR DE ERILL (PU-6)]

Categoría	Área muestreada (m ²)	Tamaño muestral	Densidad (E.E.)* (ind/Ha)
Adultos	1010	60	591.2 (10.0)
Jóvenes	104	3	287.9
Pimpollos	15	1	666.7
Adultos muertos	1178	36**	305.6 (53.9)
** Árboles muertos		N.º	%
Datados dendrocronológicamente		12	33.3
Datados por grado de descomposición		18	50
No datables		6	16.7
Utilizados en la calibración***		34	

(*) Estimación de la densidad media para cada categoría y, sólo para los adultos y los muertos, su error estándar. Para los árboles jóvenes el método de muestreo no permite la estimación de la varianza y, para los pimpollos, no tendría sentido al ser una muestra demasiado pequeña. (**) De los 36 árboles muertos encontrados, 12 eran tocones talados y el resto habían muerto por causas naturales. En la segunda parte de la tabla se desglosan según el método de su datación. Los no datables lo fueron por encontrarse en un estado de descomposición demasiado avanzado. (***) Los restos utilizados para establecer la calibración entre antigüedad y grado de descomposición corresponden a los 12 datados más otros 22 pertenecientes a otra muestra del mismo bosque. [(*) Mean density estimate for each tree category; for adult and dead trees it is also shown its standard error. For saplings the variance of the density cannot be estimated due to the characteristics of the sampling method, while for seedlings it wouldn't make sense due to the small sample size. (**) 12 out of the 36 dead trees registered were stumps from felled trees, while the rest had died from natural causes. In the second part of the table they are separated by dating method used. Those too decayed were classified as undatable. (***) The samples used to calibrate degree of decay against age since death belong to the 12 dead trees crossdated within the transect plus 22 additional remains from another sample set of the same forest.]

Estructura demográfica actual: tamaño y edad

La actual distribución de diámetros (figura 1), que presenta una forma de campana irregular con un rango de valores muy ancho, tiene una interpretación difícil y confusa en cuanto a la historia del bosque. Sin embargo, el análisis de la edad de los árboles muestra la coexistencia de distintos grupos de edad (figuras 2a y 3). Existe una cohorte principal actualmente dominante a lo largo de todo el transecto, que se estableció aproximadamente entre 1850 y 1910; otro grupo de individuos más jóvenes (1920-1940) se encuentran separados de la cohorte principal y, finalmente, aparecen algunos individuos aún más jóvenes (décadas 1960-70 y 1980-90) en un sector concreto del bosque. Por otro lado, existen restos de algún árbol muerto bastante más viejo que la cohorte principal (figura 2a), que indicaría que existió una cohorte anterior.

Respecto a la cohorte dominante, su establecimiento fue relativamente asincrónico y heterogéneo en el espacio. Esto se manifiesta en la elevada variabilidad de las edades entre puntos a lo largo del transecto (figura 3) y explica, en parte, la amplitud del rango de edades del conjunto de la cohorte (60 años o 90, si se incluye el grupo 1920-1940). En cambio, dicha variabilidad dentro de cada punto es menor: la amplitud del rango en cada punto es en promedio de 27.3 años, con una desviación de 9.3 (extremos = 12 y 40 años). Es decir, la colonización no se inicia al mis-

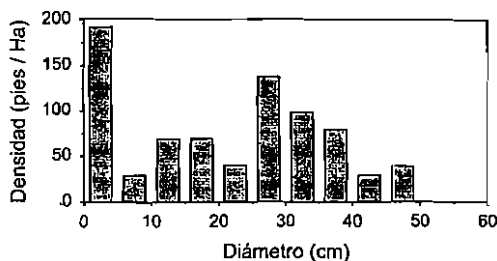


Fig. 1. Pinar de Erill (PU-6). Distribución de frecuencias del diámetro de los árboles. No incluye los pimpollos ni los árboles jóvenes de altura inferior a 1.30 m. [Frequency distribution of tree diameter. Seedlings and saplings under 1.30 m height are not included.]

mo tiempo en todos los puntos, pero en cambio, una vez iniciada en un punto, se realiza en un periodo de tiempo relativamente corto y acotado.

Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento del diámetro a 1.30 m (figura 4) eran inicialmente mucho más altas que en la actualidad para todas las clases de diámetro, lo que denota unas condiciones para el crecimiento diferentes de las actuales; el bosque debía de ser mucho más abierto y sin apenas competencia entre individuos. No obstante, alrededor de 1940 se aprecia una reducción progresiva del crecimiento simultánea en todas las clases de tamaño, hecho que indica el cierre gradual de la bóveda y una intensificación de la competencia. A partir de ese momento las tasas de crecimiento permanecen bajas en todo el rango de tamaños, mientras que la mayor supresión del crecimiento en las clases menores (1971 a 1990) pone de manifiesto que persiste cierto grado de competencia hasta el presente.

Sin embargo, también en las tasas de crecimiento se detecta el impacto de pequeñas perturba-

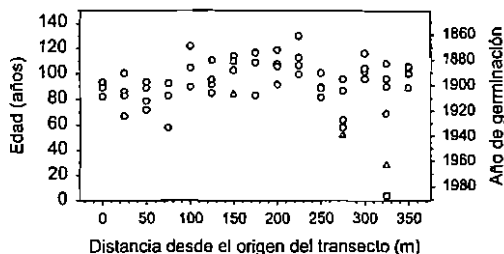


Fig. 3. Pinar de Erill (PU-6). Edad de los árboles a lo largo del transecto. Cada símbolo representa a un árbol muestreado (círculos = árboles adultos; triángulos = jóvenes; cuadrados = pimpollos). El gráfico no pretende ser un mapado exacto de la edad de los árboles, ya que cada uno se ha representado sobre la edad del punto del transecto al que pertenecen, en vez de su posición real exacta. [Age of trees along the transect. Each symbol represents a sampled individual (circles = adult trees; triangles = saplings; squares = seedlings). This graph is not intended to accurately map the age of the trees; each tree was plotted on the abscissa corresponding to the position of its sampling point, instead of that corresponding to its exact position.]

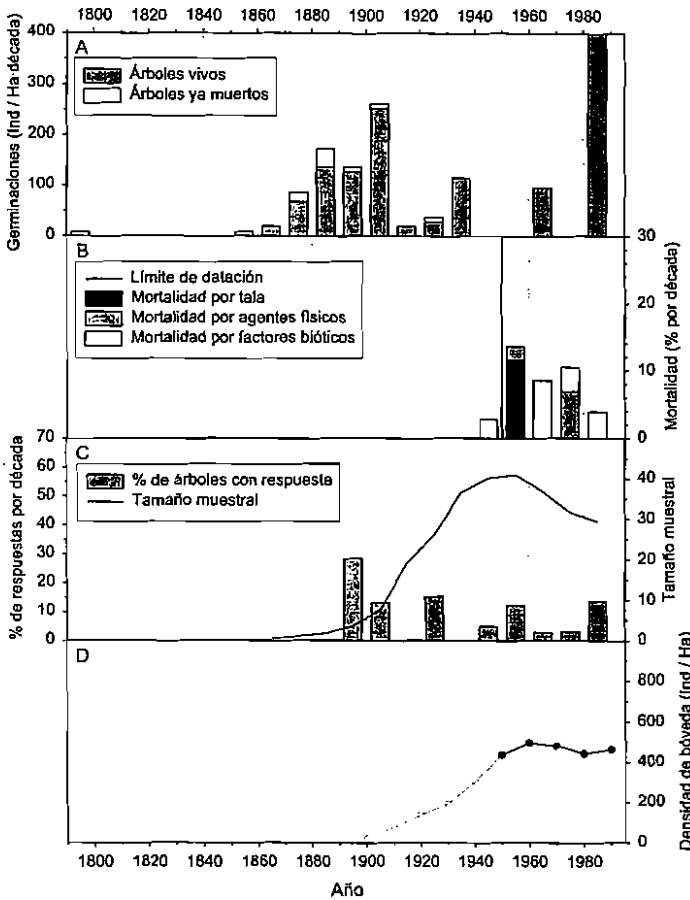


Fig. 2. Pinar de Erill (PU-6). (A) Distribución de frecuencias de la edad de los árboles, indicando la edad mediante el año de germinación. De ese modo se pueden incluir los árboles muertos hallados de los cuales se pudo datar la germinación, y representar así una aproximación a la frecuencia de germinaciones a lo largo del tiempo (densidad de nuevos individuos establecidos por década). (B) Las barras representan tasas de mortalidad, en porcentaje de árboles de bóveda por década, calculadas a partir de la datación de los árboles muertos. Se distingue la parte de mortalidad debida a cada una de las 3 clases de factores causantes. El límite de datación (línea vertical) limita por la izquierda el periodo en el que la estimación de la mortalidad es fiable gracias a la conservación de la madera a la intemperie en las condiciones locales. (C) La barras representan para cada década el porcentaje de árboles que muestran un aumento significativo del crecimiento, interpretable como respuesta a una perturbación ocurrida en su entorno inmediato. El número de árboles actuando de potenciales «detectores» de perturbaciones viene indicado por el tamaño muestral (línea). (D) Densidad de árboles de la bóveda (árboles con diámetro ≥ 17.5 cm) a lo largo del tiempo. Para el periodo anterior al límite de datación se indica con trazo claro y círculos vacíos ya que, como en los demás casos, se pierde la información de los árboles que vivieron antes y ya han desaparecido. [(A) Frequency distribution of tree age, where age is indicated by germination year; this way those dead trees whose germination could be dated are included in order to obtain the best approximation to the actual germination frequency through time, in terms of density of new individuals established per decade. (B) Bars represent mortality rate in percent of canopy trees per decade, estimated through the dating of dead trees. In each bar it is distinguished the proportion of mortality attributed to each of the three categories of causal factors. The vertical line indicates the left limit of the time period of reliability of the mortality estimates due to the conservation of the wood at local conditions. (C) Bars indicate the percent of trees per decade showing a significant growth release, which is interpreted as a response to a disturbance occurred in its immediate neighbourhood. The sample size (line) must be interpreted as the number of potential «disturbance-detector» trees per decade, since it is the number of tree-ring series covering each particular decade. (D) Density of canopy trees (dbh ≥ 17.5 cm) through time. For the time period before the dating limit it is represented by a light line and hollow circles, since the information on trees that lived and already disappeared is lost.]

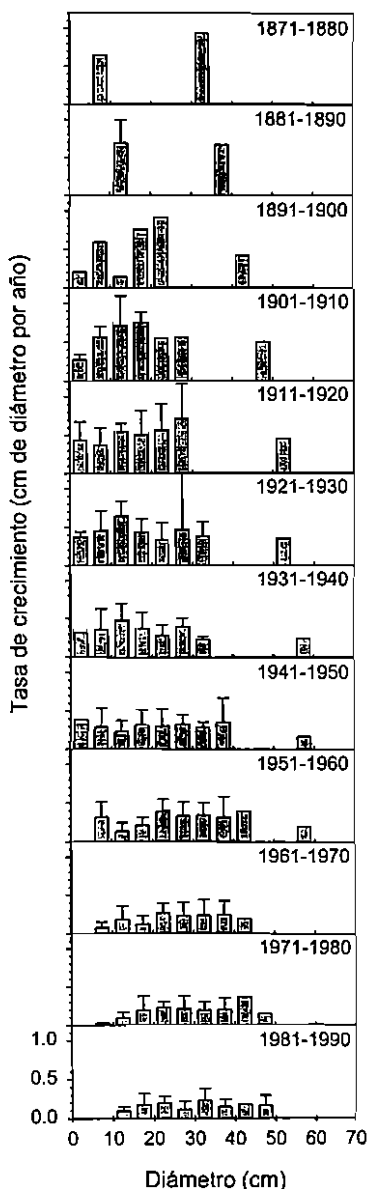


Fig. 4. Pinar de Erill (PU-6). Tasas de crecimiento medias de los árboles de cada clase diamétrica para cada década a lo largo del periodo reconstruible. Se han estimado a partir de los árboles vivos actuales y de los muertos conservados y datados dendrocronológicamente. La escala del eje vertical es idéntica para todos los gráficos. [Decadal changes of the mean growth rate of each size class over the reconstruction period. Each growth rate was estimated from trees currently alive plus dead trees dendrochronologically dated. The scale of the vertical axis is the same for all plots.]

ciones prácticamente en cada década, desde que se dispone de registro gracias a los anillos de los árboles actuales (figura 2c). Se trata siempre de perturbaciones de muy baja intensidad, detectables sólo en una pequeña proporción de los árboles. Su máximo, un 15%, se produce en el periodo 1951-1960, coincidiendo con una leve entresaca realizada en 1956 en un sector del bosque, como se desprende de la datación de los tocones muestreados.

Mortalidad

La mortalidad se ha podido reconstruir desde el presente hasta aproximadamente 1950, debido a que la descomposición de los restos de árboles muertos antes de este límite imposibilita como mínimo su datación fiable. Esta reconstrucción revela, en coincidencia con lo observado a través de las respuestas del crecimiento, que la mortalidad se ha producido en pequeñas proporciones en cada una de las últimas décadas (figura 2b), afectando generalmente a árboles dispersos en el bosque (figura 5). Aparte de la entresaca de 1956, que eliminó un 11.7% de los árboles de bóveda en la zona muestreada, la mortalidad por causas naturales ha oscilado entre 1.9 y 10.6% por década, con una media de 6.2% (intervalo de confianza del 95% = 3.6 - 10.2% por década). Entre estas causas naturales predominan en conjunto los factores bióticos (64% de los árboles muertos), por encima de los de origen meteorológico (36%). Entre los primeros puede tener cierta importancia la competencia, ya que el análisis de las muestras reveló síntomas de supresión en un 29% de los árboles muertos a consecuencia de procesos bióticos, aunque en buena parte de ellos no puede descartarse la concurrencia simultánea de otros factores. Por lo tanto, la competencia podría explicar hasta dicho porcentaje de la mortalidad de origen biótico y, en conjunto, hasta un 19% de la mortalidad natural total.

Sea cual sea su origen, la consecuencia de estas tasas de mortalidad ha sido una lenta y progresiva disminución de la densidad de la bóveda desde su máximo alrededor de 1960 (figura 2d).

Esta disminución, en conjunto, ha sido leve (sólo del 11% entre 1960 y 1980) y dispersa en el espacio, en forma de pequeños claros que han dado lugar a una regeneración todavía muy escasa.

Síntesis cronológica

Los datos anteriores permiten sacar algunas conclusiones sobre las etapas de la sucesión que pueden observarse a lo largo del periodo reconstruido. Por un lado, hay indicios de que existía una población de árboles anterior a la cohorte actualmente dominante. Esta antigua población debió sufrir una fuerte perturbación alrededor de 1850, según se desprende del establecimiento masivo de árboles a lo largo de todo el transecto a partir de esa fecha, después de un largo periodo sin regeneración. Por lo tanto, 1850 marca el principio de una fase de iniciación que será heterogénea en el espacio, ya que la entrada de nuevos individuos se retrasa hasta 30 años en algunos puntos. Esta entrada parece terminar hacia 1920 para la mayor parte del bosque, es decir 70 años más tarde y, globalmente, hacia 1940, o sea 90 años después. Durante los 50 años siguientes no aparece ningún individuo nuevo en la mayor parte del bosque (figuras 2a y 3).

El fin del establecimiento de nuevos individuos coincide, en el tiempo, con el inicio de la progresiva y simultánea reducción de las tasas de crecimiento de todos los árboles, muy altas hasta entonces, lo que refuerza la evidencia del progresivo cierre de la bóveda. En ese momento los primeros árboles de la cohorte ya alcanzaban 30 cm de diámetro. Sin embargo, los efectos de una fuerte competencia, visibles por la supresión del crecimiento de los árboles pequeños (figura 4) y que indican la entrada en la fase de exclusión, no se aprecian hasta pasado 1960, es decir 110 años más tarde del inicio del establecimiento, aunque después dichos efectos perduran bastante tiempo.

Paralelamente, no obstante, ya antes de que finalice la fase de iniciación (1940) el bosque empieza a ser afectado por pequeñas perturbaciones dispersas pero frecuentes, que de hecho ya se habían producido esporádicamente incluso antes. Así, a partir de 1940, la cohorte que justo empezaba a reconstituir la bóveda ya empieza a experimentar cierta mortalidad por dichas perturbaciones y también en cierta proporción por competencia, con lo que empieza a disminuir su densidad y a dar lugar a algunos claros dispersos.

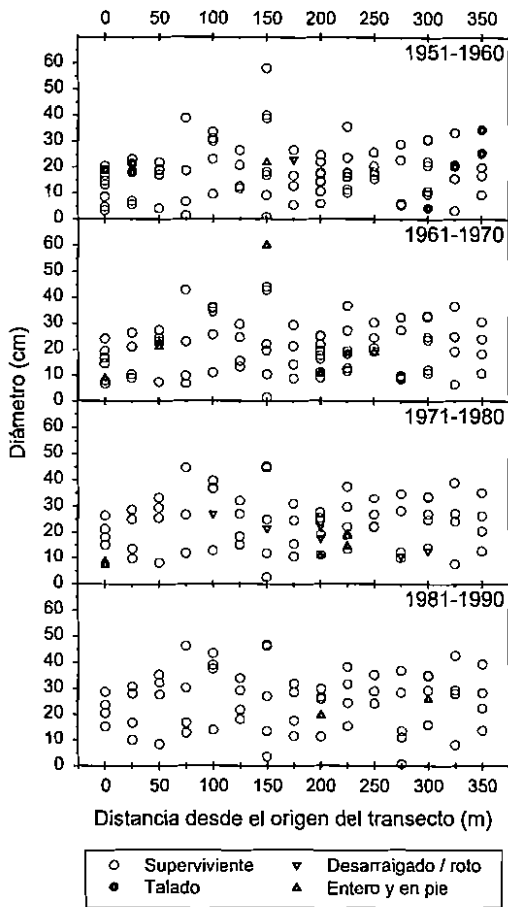


Fig. 5. Pinar de Erill (PU-6). Representación del tamaño (diámetro) de cada árbol y de su posición en el transecto, para cada década a lo largo del periodo de datación fiable. De este modo puede percibirse el patrón espaciotemporal de la mortalidad, ya que para cada árbol muerto se visualiza el momento, el lugar y la causa de su muerte, así como su tamaño en relación a los demás árboles. [Size (dbh) of each sample tree versus its transect position for each decade along the reconstruction period. Thereby it can be seen in some way the spatio-temporal pattern of mortality, as for each dead tree it is shown the time of its death, its position and size at that time in relation to the other trees, and the type of mortality factor.]

De hecho, se trata ya del inicio de una etapa de transición que, prolongada hasta el presente, se caracteriza por una bóveda constituida aún por una sola cohorte en la que poco a poco van abriéndose claros, aunque de una forma todavía débil e insuficiente para propiciar la reiniciación de una nueva cohorte. Cabe destacar, asimismo, que este proceso coexiste con la persistencia de cierto grado de competencia, hecho que se puede explicar por la heterogeneidad espacial.

Bosque de Cap de Rec (PU-12)

El transecto cubrió una distancia de 280 m. Los datos básicos de la muestra aparecen en la tabla 3.

Estructura demográfica actual: tamaño y edad

A diferencia de los otros dos bosques, la distribución de diámetros (figura 6) está dominada por las clases pequeñas, menores de 10 cm,

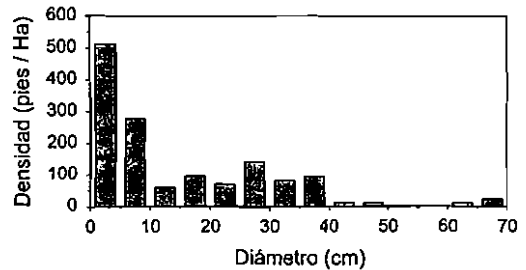


Fig. 6. Cap de Rec (PU-12). Distribución de frecuencias del diámetro de los árboles. No incluye los pimpollos ni los árboles jóvenes de altura inferior a 1.30 m. [Frequency distribution of tree diameter. Seedlings and saplings under 1.30 m height are not included.]

mientras que el resto de árboles, hasta 70 cm de diámetro, configuran una distribución irregular, plurimodal, siendo todo ello indicativo de una marcada heterogeneidad en la edad. Efectivamente, la estructura de edades (figura 7a) y su distribución en el espacio (figura 8) muestran la presencia de distintos grupos de edad; es decir,

TABLA 3
DATOS DE LA MUESTRA DE CAP DE REC (PU-12)
[BASIC SAMPLE DATA FROM CAP DE REC (PU-12)]

Categoría	Área muestreada (m ²)	Tamaño muestral	Densidad (E.E.)* (ind/Ha)
Adultos	840	60	713.8 (12.1)
Jóvenes	117	33	2815
Pimpollos	15	12	8000
Adultos muertos	1178	64**	543.2 (87.2)
** Árboles muertos		N.º	%
Datos dendrocronológicamente		4	6.25
Datos por grado de descomposición		56	87.50
No datables		4	6.25
Utilizados en la calibración***		49	

(*) Estimación de la densidad media para cada categoría y, sólo para los adultos y los muertos, su error estándar. Para los árboles jóvenes el método de muestreo no permite la estimación de la varianza y, para los pimpollos, no tendría sentido al ser una muestra demasiado pequeña. (**) De los 64 árboles muertos encontrados, 55 eran tocones talados o árboles talados, y los 9 restantes habían muerto por causas naturales; de ahí que en este caso la proporción de árboles datados dendrocronológicamente sea baja. Los restos no datables lo fueron por encontrarse en un estado de descomposición demasiado avanzado. (***) Los restos utilizados para establecer la calibración entre antigüedad y grado de descomposición corresponden a los 4 datados más otros 45 pertenecientes a otra muestra del mismo bosque, y muestran que la mayoría de los árboles talados lo fueron en 1945.

[(*) Mean density estimate for each tree category; for adult and dead trees it is also shown its standard error. For saplings the variance of the density cannot be estimated due to the characteristics of the sampling method, while for seedlings it wouldn't make sense due to the small sample size. (**) 55 out of the 64 dead trees registered were stumps from felled trees, or entire felled trees, while the rest had died from natural causes; hence so little dead trees were crossdated in this transect. The remains too decayed were classified as undatable. (***) The samples used to calibrate degree of decay against age since death belong to the 4 dead trees crossdated within the transect plus 45 additional remains from another sample set of the same forest. Among these, the majority of stumps were determined to have been felled in 1945.]

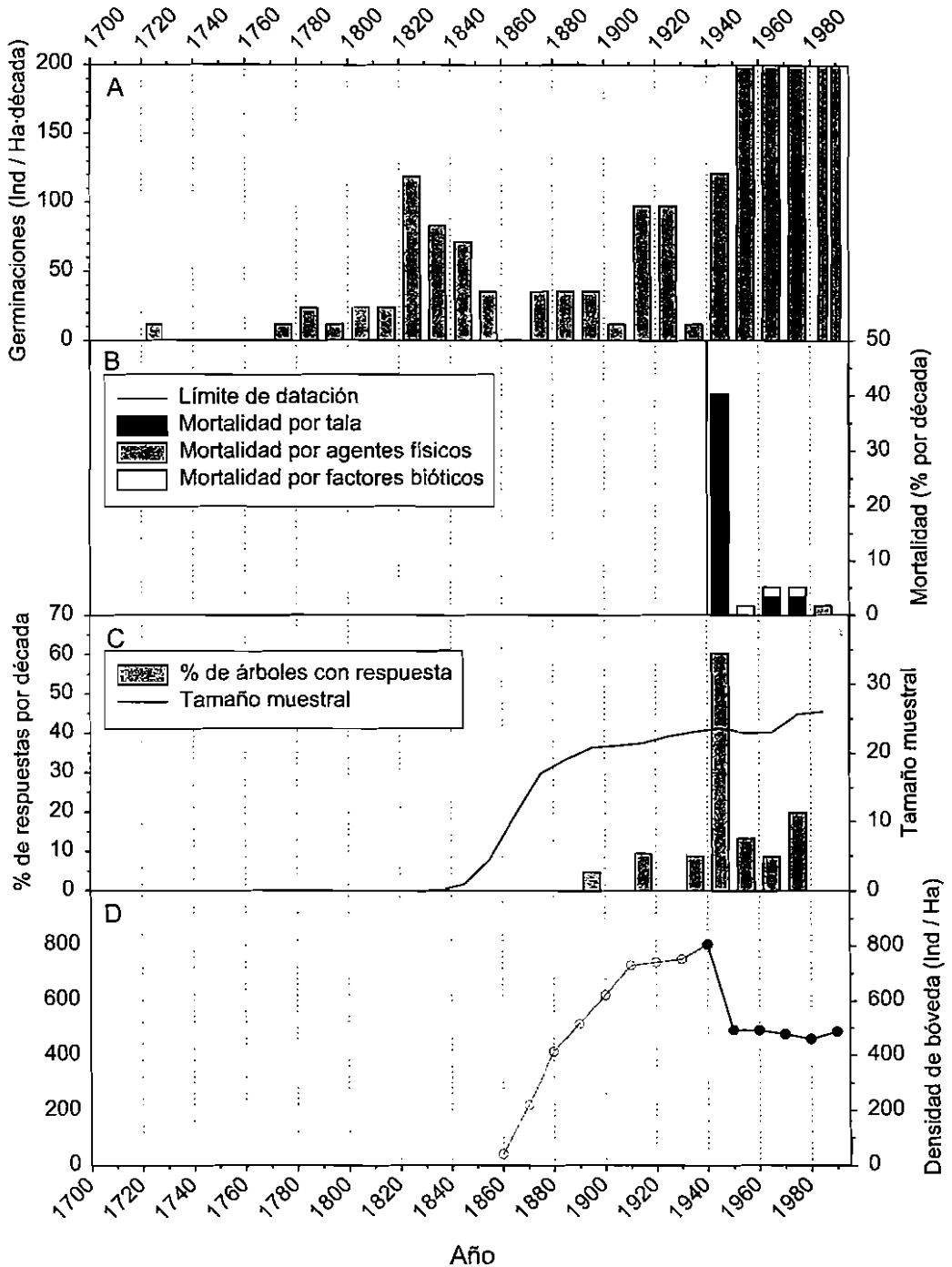


Fig. 7. Cap de Rec (PU-12). Ver explicación en el pie de la figura 2. [See explanation for figure 2.]

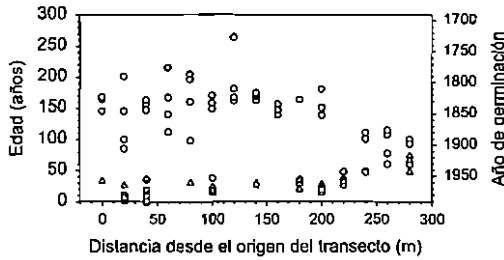


Fig. 8. Cap de Rec (PU-12). Edad de los árboles a lo largo del transecto. Ver detalles en el pie de la figura 3. [Age of trees along the transect. For details see figure 3.]

se trata de un bosque multicohorte o multietárneo. En primer lugar hay indicios de la existencia de una antigua cohorte hoy casi desaparecida, aunque esto se basa sólo en la presencia de un árbol vivo en la muestra con una edad aproximada de 265 años, pues de los árboles muertos presentes no se pudo determinar su año de germinación. En segundo lugar, entre 1770 y 1860 aparece en una zona del bosque (los primeros 200 m de transecto) una cohorte, hoy dominante, si bien aún se incorporan algunos individuos más hasta 1910. En tercer lugar, entre 1870 y 1940 aparece otra cohorte en otra parte del bosque (los últimos 80 m del transecto), donde también es hoy dominante. Finalmente, en el periodo 1941-1950, concretamente en 1946, empieza la entrada masiva de una nueva cohorte, principalmente en el sector ocupado por la cohorte 1770-1860, hecho que viene desencadenado por una tala de árboles realizada en 1945, según se desprende de la datación de los tocones.

Por otra parte, el establecimiento de la cohorte principal (1770-1860) se produjo de forma relativamente asincrónica en el espacio, empezando en unos puntos mucho antes que en otros (figura 8), lo que explica en parte la amplitud de su rango de edades (90 años). Sin embargo, en cada punto del transecto generalmente el rango de edades es menor: su amplitud media es de 33.4 años, con una desviación de 20.7 (extremos = 13 y 76 años). Es decir, el establecimiento de nuevos individuos a la escala de cada punto se produjo en un periodo de tiempo generalmente más limitado que en el conjunto del transecto, de forma que en los puntos donde empezó antes también terminó antes.

Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento de la cohorte 1770-1860 eran inicialmente mucho más elevadas que en el presente para cada clase diamétrica, especialmente en el caso de los primeros árboles establecidos (figura 9). Este crecimiento se redujo progresivamente y de forma simultánea para todas las clases

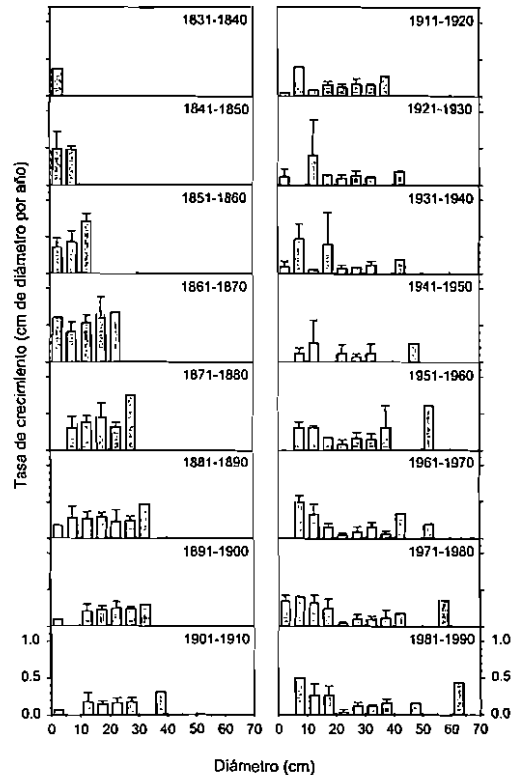


Fig. 9. Cap de Rec (PU-12). Tasas de crecimiento medias de los árboles de cada clase diamétrica para cada década a lo largo del periodo reconstruible. Se han estimado a partir de los árboles vivos actuales y de los muertos conservados y datados dendrocronológicamente. La superposición de las distintas cohortes en estos gráficos enmascara el comportamiento de cada una de ellas, pero por razones de espacio no se pueden mostrar desglosadas. La escala del eje vertical es idéntica para todos los gráficos. [Decadal changes of the mean growth rate of each size class over the reconstruction period. Each growth rate was estimated from trees currently alive plus dead trees dendrochronologically dated. The superposition of different cohorts masks their individual behaviour; however, they are not shown separately for reasons of space. The scale of the vertical axis is the same for all plots.]

diamétricas, sobre todo entre 1870 y 1900, es decir, entre 10 y 40 años después de terminarse el periodo de establecimiento de nuevos árboles. Se observa una clara supresión del crecimiento en los diámetros menores a partir de 1910 y, desde entonces, el crecimiento se ha mantenido bajo en general hasta el presente.

La cohorte 1870-1940 aparece también con tasas de crecimiento iniciales elevadas, del mismo rango que en la cohorte 1770-1860, y se reducen progresivamente entre 1950 y 1980 para la mayoría de árboles independientemente de su tamaño, siguiendo un patrón temporal similar al de la anterior cohorte.

Por otro lado, los aumentos bruscos del crecimiento en varios árboles (figura 7c) ponen de manifiesto el impacto esporádico de pequeñas perturbaciones locales en diferentes puntos del bosque y en diferentes momentos desde 1890, especialmente afectando a la cohorte 1770-1860 (en las 5 décadas entre 1890 y 1940 se detectan perturbaciones en tres de ellas, con un máximo de 9% de individuos mostrando respuesta, y una media de 4.5%). En la década 1941-50 se produce una respuesta masiva (en un 60% de los árboles), indicando un episodio de fuerte perturbación y coincidiendo con la tala de 1945. Posteriormente, las pequeñas perturbaciones locales continúan presentándose, esta vez más frecuentes y afectando a las dos cohortes localmente dominantes; aparecen respuestas en las tres décadas (desde 1950 a 1980) en un 8.5 a 20% de los árboles por década, con una media de 14%.

Mortalidad

Para la reconstrucción de la mortalidad (figura 7b), la descomposición de la madera impuso en este bosque el límite en el año 1940. Desde esta fecha, en 1945 se produjo el principal episodio de mortalidad, debido a la tala del 40% de los árboles de bóveda en un solo año a lo largo de todo el transecto (figura 10). En cambio, la mortalidad causada por factores naturales ha sido muy baja (1.38% por década en promedio, con un intervalo de confianza del 95% de 0.47 a 3.31% por década). En este caso también son

los factores bióticos los que, actuando de forma muy localizada (figura 10), globalmente contribuyen más a la mortalidad (74% frente al 26% debido a factores físicos o meteorológicos).

Entre dichos factores bióticos se encuentra también el efecto de la competencia, cuyos síntomas

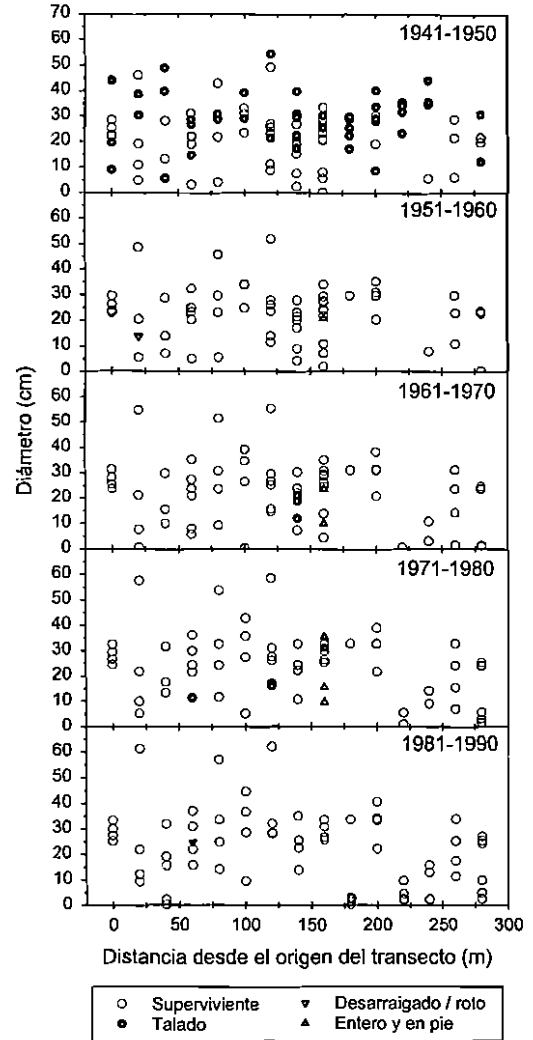


Fig. 10. Cap de Rec (PU-12). Tamaño y posición de los árboles en el transecto en cada década. Véanse los detalles en el pie de la figura 5. [Size and position of each tree along the transect in each decade over the reconstruction period. For details see figure 5.]

aparecen en un 54% de los casos analizados, aunque en muchos de ellos no pueda asegurarse si fue el único factor causante. Por lo tanto, la competencia podría explicar como máximo un 54% de la mortalidad de origen biótico y un 40% de la mortalidad total natural en el bosque.

Con todo, la baja tasa de mortalidad natural no ha producido una disminución importante de la densidad de la bóveda después de la tala (figura 7d), de modo que se puede afirmar que la entrada de la cohorte iniciada en 1946 responde fundamentalmente a la apertura de claros causada por la propia tala.

Síntesis cronológica

Con todos estos datos puede reconstruirse la secuencia histórica de este bosque de la forma siguiente. Probablemente a raíz de una fuerte perturbación comienza una etapa de iniciación en una zona del bosque hacia 1770. Las nueve décadas que dura el establecimiento de nuevos individuos a lo largo de unos 200 m del transecto y las altas tasas de crecimiento juvenil denotan un espacio bastante abierto, desforestado. Después de este largo periodo, el establecimiento de nuevos individuos quedará prácticamente interrumpido durante las ocho décadas siguientes. El cierre de la bóveda y la aparición de competencia tienen lugar de forma gradual entre 10 y 40 años después de terminarse la fase de nuevas germinaciones (100-130 años desde el inicio), aunque una fuerte supresión del crecimiento de los árboles pequeños no se hace evidente antes de 50 años (140 años desde el inicio). A pesar de ello, al mismo tiempo ya empiezan a producirse esporádicamente pequeñas perturbaciones locales desde antes de 1900, es decir, todavía durante la fase de iniciación o principios de la de exclusión.

Paralelamente, en otro sector del bosque empieza el establecimiento de una nueva cohorte alrededor de 1870. A pesar de que no hay evidencias directas de la previa presencia o ausencia de bosque en ese sector, el patrón de establecimiento es comparable al del otro sector: entran nuevos individuos durante siete décadas, mostrando un crecimiento inicial rápido.

En 1945 tiene lugar una tala del 40% de los árboles del estrato dominante en todo el espacio muestreado, interrumpiendo en un sector la etapa de exclusión y en el otro la de iniciación. Esta perturbación redujo la densidad de la bóveda en grado suficiente como para arrancar de nuevo la fase de establecimiento de una nueva cohorte, fase que todavía dura actualmente. A la vez, el remanente de las cohortes preexistentes, una vez interrumpida su fase de exclusión, la han «saltado» para entrar en otra etapa, la de transición. Con los árboles ya de dimensiones adultas, se mantienen desde entonces como cohorte dominante, aunque aclarada y afectada por una leve tasa de mortalidad causada sobre todo por agentes o procesos biológicos. Así, la situación en las últimas cuatro décadas, en que coexisten la cohorte dominante bajo este proceso y la cohorte entrante, es característica de una etapa de transición avanzada, con regeneración abundante. No obstante, es cierto que se ha llegado a esta situación como consecuencia de una intensa intervención humana que ha acelerado sustancialmente la apertura de claros y así el paso a la fase de transición.

Bosque de Baga de la Llosa (PU-13)

El transecto cubrió una distancia de 350 m. Los datos básicos de la muestra aparecen en la tabla 4.

Estructura demográfica actual: tamaño y edad

En este bosque la distribución de diámetros (figura 11) adquiere la forma de una campana típica que, aunque cubriendo un gran rango de clases de tamaño (10 a 64 cm), sugeriría una estructura estrictamente monocohorte. No obstante, la estructura de edades (a través de la distribución de años de germinación, figura 12a, y de la distribución de edades en el espacio, figura 13) revela la presencia de varios grupos de árboles. El primero, un grupo de individuos viejos posiblemente representantes de una antigua cohorte establecida aproximadamente entre 1730 y 1780, localizados sólo en algunos puntos del transecto. El segundo grupo es la cohorte

TABLA 4
DATOS DE LA MUESTRA DE BAGA DE LA LLOSA (PU-13)
[BASIC SAMPLE DATA FROM BAGA DE LA LLOSA (PU-13)]

Categoría	Área muestreada (m ²)	Tamaño muestral	Densidad (E.E.)* (ind/Ha)
Adultos	1240	60	484.8 (8.2)
Jóvenes	105	3	286.6
Pimpollos	15	3	2000
Adultos muertos	1178	40**	339.5 (50.7)
** Árboles muertos		N.º	%
Datos dendrocronológicamente		14	35
Datos por grado de descomposición		22	55
No datables		4	10
Utilizados en la calibración***		15	

(*) Estimación de la densidad media para cada categoría y, sólo para los adultos y los muertos, su error estándar. Para los árboles jóvenes, el método de muestreo no permite la estimación de la varianza y, para los pimpollos, no tendría sentido al ser una muestra demasiado pequeña. (**) De los 40 árboles muertos encontrados, sólo dos eran tocones talados, y el resto habían muerto por causas naturales. Los «no datables» lo fueron por encontrarse en un estado de descomposición demasiado avanzado. (***) Los restos utilizados para establecer la calibración entre antigüedad y grado de descomposición corresponden a los 14 árboles muertos datados en el transecto más uno adicional.

(†) Mean density estimate for each tree category; for adult and dead trees it is also shown its standard error. For saplings the variance of the density cannot be estimated due to the characteristics of the sampling method, while for seedlings it wouldn't make sense due to the small sample size. (**) Only 2 out of the 40 dead trees registered were stumps from felled trees, while the rest had died from natural causes. The remains too decayed were classified as undatable. (***) The samples used to calibrate degree of decay against age since death belong to the 14 dead trees crossdated within the transect plus one additional tree of the same forest.]

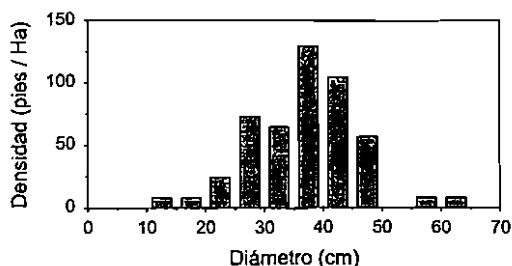


Fig. 11. Baga de la Llosa (PU-13). Distribución de frecuencias del diámetro de los árboles. No incluye los pimpollos ni los árboles jóvenes de altura inferior a 1.30 m. [Frequency distribution of tree diameter. Seedlings and saplings under 1.30 m height are not included.]

re principal actualmente, que domina a todo lo largo del transecto y se estableció entre 1790 y 1870. Finalmente, se detectan pequeños pulsos de regeneración (entre 1930 y 1950 y entre 1970 y 1990), que no son generalizados sino muy localizados en el espacio.

El establecimiento de la cohorte principal tuvo lugar de forma relativamente asincrónica en el espacio, empezando en unos puntos antes que

en otros, pero en general terminando también antes en los puntos donde empezó primero. Esta particularidad, observada también en los otros bosques, explica la gran amplitud del rango de edades de la cohorte (80 años) por la elevada variabilidad de la edad entre puntos del transecto, mientras que dentro de cada punto la variabilidad de la edad suele ser menor (figura 13): la amplitud media del rango de edades en cada punto es de 27.9 años, con una desviación de 12.8 (extremos = 8 y 53 años).

Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento en diámetro a 1.30 m (figura 14) son inicialmente elevadas (entre 1800 y 1870) para todas las clases de tamaño, lo que evidencia condiciones abiertas durante el establecimiento de la cohorte principal. Después se reducen progresivamente de forma generalizada y simultánea en todo el bosque, sobre todo entre 1880 y 1900, hecho indicativo del cierre progresivo de la bóveda y del aumento de la competencia. El efecto de ésta es bastante evidente durante un tiempo a partir de aquel

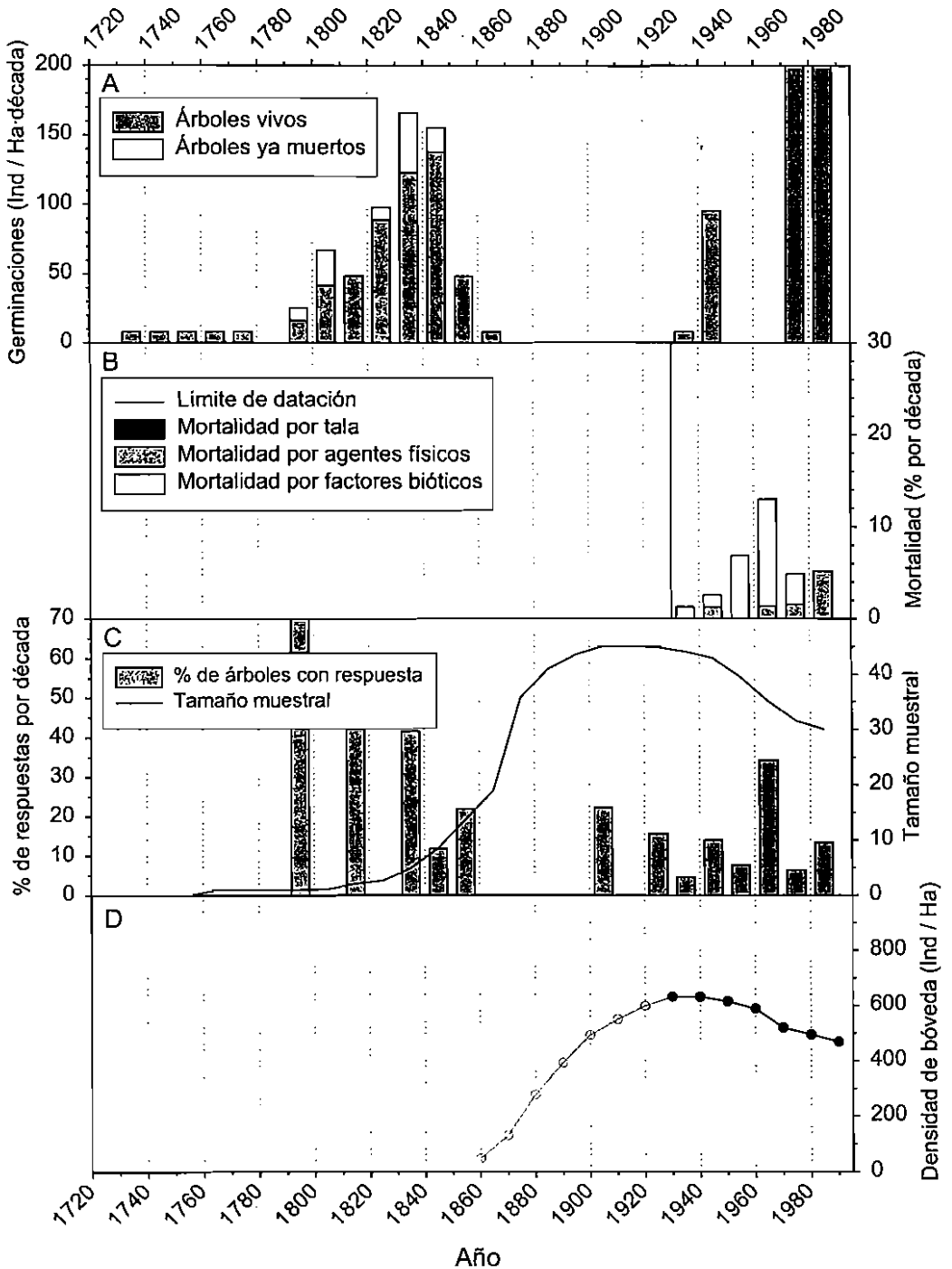


Fig. 12. Baga de la Llosa (PU-13). Véase la explicación en el pie de la figura 2. [See explanation for figure 2.]

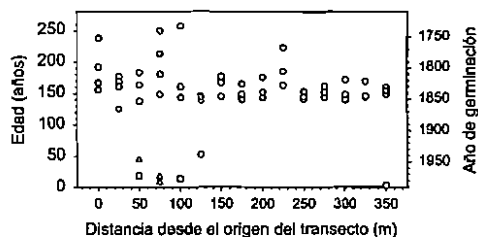


Fig. 13. Baga de la Llosa (PU-13). Edad de los árboles a lo largo del transecto. Véanse los detalles en el pie de la figura 3. [Age of trees along the transect. For details see figure 3.]

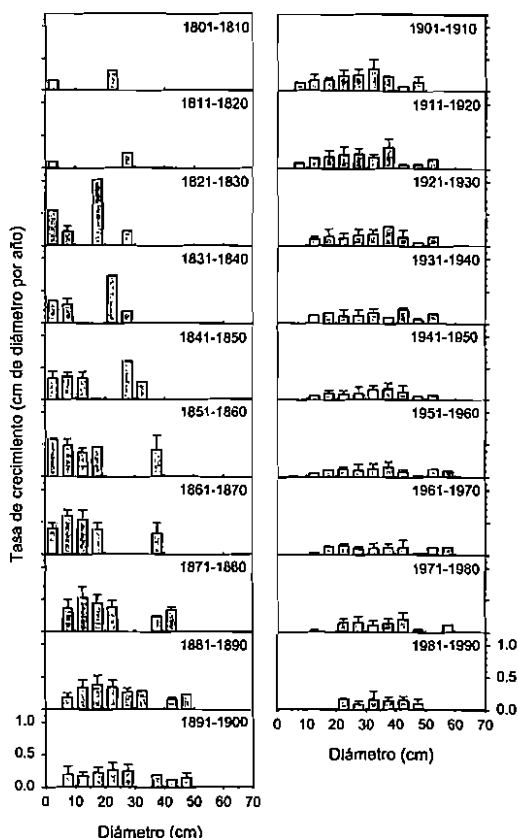


Fig. 14. Baga de la Llosa (PU-13). Tasas de crecimiento medias de los árboles de cada clase diamétrica para cada década a lo largo del periodo reconstruible. Se han estimado a partir de los árboles vivos actuales y de los muertos conservados y datados dendrocronológicamente. La escala del eje vertical es idéntica para todos los gráficos. [Decadal changes of the mean growth rate of each size class over the reconstruction period. Each growth rate was estimated from trees currently alive plus dead trees dendrochronologically dated. The scale of the vertical axis is the same for all plots.]

momento por la supresión del crecimiento en los tamaños menores, aunque después las tasas de crecimiento se mantendrán uniformemente bajas en todo el espectro de tamaños hasta el presente.

Sin embargo, al mismo tiempo se detecta en las series de crecimiento la incidencia de perturbaciones de baja intensidad en muchas décadas, desde que es analizable este registro (aproximadamente desde 1840). En particular, desde 1900 se detectan en casi todas las décadas; en dos casos la proporción de árboles con respuesta significativa del crecimiento supera el 20% (1900-10 y 1960-70), y en otros tres casos el 10% (1920-30, 1940-50 y 1980-90).

Mortalidad

Este patrón coincide con el que se observa para la mortalidad (figura 12b), que ha podido reconstruirse hasta aproximadamente 1930 en este bosque. Existen evidencias de que desde esta fecha se ha producido mortalidad en cada década sin excepción, con un máximo en el periodo 1960-1970. Su patrón espacial es disperso, afectando árboles de forma individual en toda la extensión del bosque (figura 15). En conjunto se produce a una tasa media del 5.65% por década (con un intervalo de confianza del 95% cubriendo del 3.66 al 8.35% por década), y década a década varía entre el 1.3 y el 13%. Las causas son mayoritariamente factores bióticos de índole diversa (72% de la mortalidad), y en segundo término quedan los agentes de tipo meteorológico (28% de la mortalidad). Entre los factores bióticos, la competencia podría explicar de un 30 a un 54% de este tipo de mortalidad, puesto que esta última proporción es la de muestras en las que se observó supresión prolongada del crecimiento, aunque buena parte de ellas mostraban simultáneamente síntomas de otros factores. Globalmente, por lo tanto, la competencia podría explicar entre un 22 y un 39% de la mortalidad natural total.

La consecuencia de este patrón de mortalidad ha sido una disminución gradual de la densidad de la bóveda desde 1930 (figura 12d: de 630

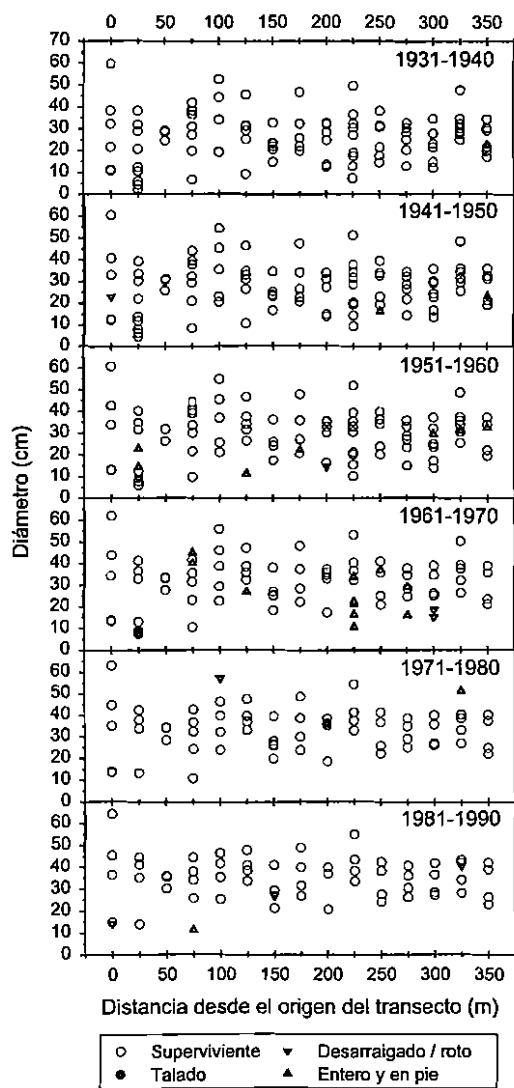


Fig. 15. Baga de la Llosa (PU-13). Tamaño y posición de los árboles en el transecto en cada década. Véanse los detalles en el pie de la figura 5. [Size and position of each tree along the transect in each decade over the reconstruction period. For details see figure 5.]

indiv./Ha en 1930 a 470 en 1990 es una reducción del 25%), sin que ello se haya traducido todavía en una entrada generalizada de una nueva cohorte de regeneración, sino tan sólo en una aparición local y temporalmente limitada de nuevos individuos.

Síntesis cronológica

Nuevamente, todos estos resultados permiten describir sintéticamente las fases de la sucesión por las que ha pasado el bosque. Así, la presencia residual de una cohorte anterior y la entrada masiva, después de un lapso de tiempo, de la cohorte principal simultáneamente en toda la extensión muestreada indican probablemente que ocurrió una intensa perturbación en todo el bosque alrededor de 1790. En la subsiguiente fase de iniciación de la nueva cohorte, el establecimiento de nuevos individuos se prolonga durante 8 décadas, es decir hasta 1870. En ese momento, las condiciones se habían vuelto limitantes para la entrada de más individuos, la cual quedaría suprimida durante las 6 décadas siguientes como mínimo. Sin embargo, las tasas de crecimiento de los ya establecidos aún eran bastante altas y no experimentarían una reducción sustancial hasta en el periodo 1890-1900, es decir, 2 ó 3 décadas después del último establecimiento con éxito. El momento de esta reducción indica el auténtico final de la etapa de iniciación, que tiene lugar por lo tanto entre 100 y 110 años más tarde de su inicio, y la entrada en la fase de exclusión, marcada por la competencia, patente en la supresión del crecimiento de las clases de diámetro menores durante los siguientes años (figura 14, periodo 1900 a 1920).

No obstante, a pesar de encontrarse empezando la fase de exclusión alrededor del año 1900, ya desde ese mismo momento empiezan a producirse pequeñas perturbaciones y a actuar distintos agentes, que van causando cierta mortalidad entre los árboles adultos de forma dispersa en el espacio y a una tasa relativamente baja pero mantenida. Así, el bosque entra muy pronto, prácticamente desde el final de la fase de iniciación, en una fase de transición que será muy larga y en la cual aún se encuentra hoy. Ésta se caracteriza por la presencia de una cohorte todavía dominante en todo el bosque, pero sujeta a una mortalidad gradual que va provocando una disminución paulatina de su densidad, abriendo pequeños claros en los que aparecen los primeros pulsos de regeneración (a partir de 1930), aún escasa y después de un largo periodo de ausencia de la misma.

DISCUSIÓN

Patrón de sucesión. Fases y duración

A pesar de la diferente situación geográfica de los tres bosques y de sus diferencias topográficas, de sustrato, etc., se pueden observar algunas regularidades en relación a la secuencia de la sucesión. Partiendo, probablemente en los tres casos, de un antiguo bosque afectado por una fuerte perturbación o bien de unos pastos arbolados que fueron abandonados, las fases de iniciación son considerablemente largas, prolongándose entre 110 y 140 años. Este periodo puede dividirse claramente en dos partes. Una primera, de 70 a 90 años de duración, es aquella en la que tiene lugar la «ola» de establecimiento con éxito de nuevos individuos por germinación (es decir, el establecimiento de individuos que sobrevivirán mayoritariamente hasta alcanzar el tamaño de árboles adultos). Luego este proceso queda inhibido —y así permanece durante mucho tiempo, hasta 80 años, mucho más allá del fin de la etapa de iniciación—, posiblemente por la propia densidad de árboles jóvenes o, más genéricamente, por la ausencia efectiva del nicho de regeneración. Esto da paso a la segunda parte de la fase de iniciación, que suele durar otros 40 a 50 años, y en la que las tasas de crecimiento de los individuos ya establecidos, hasta ese momento muy altas, van reduciéndose paulatinamente y de forma simultánea, generalizada e independiente de su tamaño, como resultado del cierre gradual de la incipiente bóveda y la consiguiente aparición o acentuación de la competencia.

Por otro lado, durante la primera parte de la fase de iniciación se observa también que, por lo general, el establecimiento de nuevos individuos tiene lugar de forma heterogénea en el tiempo y en el espacio y que, a pequeña escala, tiene una duración menor que a la escala de todo el bosque (alrededor de 30 años en cada punto, frente a los 70-90 del conjunto del bosque). Así, el rango de edades de una cohorte entera considerada a la escala del transecto suele ser mucho mayor que cuando se observa una porción menor del bosque. Esto significa que la velocidad del proceso de colonización del espa-

cio no es independiente de la escala a la que tiene lugar: espacios grandes son colonizados más lentamente que espacios más reducidos, lo que evidencia un cierto efecto de facilitación.

El fin de la fase de iniciación y entrada en la de exclusión se caracteriza por una acentuación de la competencia, generalmente puesta de relieve por una notable supresión del crecimiento de los árboles de menor tamaño (MOHLER *et al.* 1978). No obstante, en estos bosques este proceso suele ser gradual y poco acusado, y además en los tres casos estudiados se solapa totalmente en el tiempo con el acontecimiento de pequeñas perturbaciones, dispersas en el espacio y esporádicas. Éstas, que de hecho a menudo empiezan a detectarse ya durante la fase de iniciación, se traducen en leves episodios de mortalidad entre los árboles que configuran la bóveda incipiente. Es decir, pronto empiezan a abrirse pequeños claros y, en conjunto, a disminuir paulatinamente la densidad de árboles. Este proceso es propio ya de la fase de transición y, por lo tanto, se confunden, solapándose en el tiempo, la fase de transición con la de exclusión e, incluso, con el último periodo de la de iniciación.

Este patrón de sucesión observado, con una larga fase de iniciación seguida de una fase de exclusión poco marcada, prácticamente saltando a la fase de transición, representa una desviación del modelo de Peet & Christensen que ha sido constatada también en otros bosques subalpinos y de ambientes extremos (PEET 1992). Su causa es la larga duración de la fase de establecimiento y también su heterogeneidad espacial, probablemente ambas fruto de la dificultad que presenta el medio para el establecimiento con éxito de nuevos individuos. Esta particularidad sólo es observable a una cierta escala espacial y ha quedado recogida en este trabajo gracias al diseño del muestreo en transecto.

Mortalidad: Tasas, causas, patrón temporal, e implicaciones para la dinámica del bosque

La presencia de aumentos bruscos en la tasa de crecimiento de muchos árboles durante cualquier

fase de la sucesión pone de manifiesto que se producen perturbaciones y, por lo tanto, mortalidad, en cualquiera de dichas etapas. Sin embargo, las técnicas utilizadas en este trabajo y la fase en la que se encuentran actualmente los bosques muestreados condicionan el hecho de que la mortalidad se haya cuantificado básicamente sólo para la fase de transición (las últimas 5 o 6 décadas).

La mortalidad natural observada para los árboles de la bóveda, que tiene lugar con relativa frecuencia (generalmente ninguna década está exenta de algún episodio), se produce sin embargo en los bosques PU-6 y PU-13 a una tasa media de 0.56 a 0.62% anual, valores que se sitúan claramente por debajo de la media de los que pueden encontrarse en otros trabajos. A pesar de que el intervalo de confianza alcanza el 1% anual en PU-6, destaca la consistencia de los valores bajos en los tres bosques. En el caso de PU-12 la tasa de mortalidad es todavía mucho menor (0.14% por década), pero la propia intervención humana puede haber enmascarado y alterado los procesos naturales durante cierto tiempo. Así, la mortalidad en estos bosques queda claramente por debajo del 1% anual que se suele aceptar y utilizar en modelizaciones y simulaciones (SHUGART 1984; WARING & SCHLESINGER 1985; RUNKLE 1985). Es también inferior a los valores que a menudo se han encontrado en bosques de coníferas, situados mayoritariamente entre 0.6 y 2% anual (DAY 1972; HEINSELMAN 1973; YARRANTON & YARRANTON 1975; HETT & LOUCKS 1976; ZACKRISSON 1977; HARCOMBE 1986; JOHNSON & FRYER 1989; EDMONDS *et al.* 1993), aunque en algunos casos estos valores incluyen la mortalidad por competencia en la fase de exclusión, que suele incrementar notablemente el resultado. Por otro lado también son tasas de mortalidad inferiores a las de 1.25 - 2.15% anual deducidas de BRANG (1988), correspondientes a bosques de *Pinus mugo* ssp. *uncinata* en los Alpes, aunque aparentemente también responden en buena parte a una fase de exclusión. En cambio, se trata de tasas comparables a las encontradas en bosques subalpinos de coníferas de Norteamérica, bajo regímenes de perturbación muy suaves (FOSTER & REINERS 1986; LERTZMAN & KREBS 1991).

Con los valores de mortalidad encontrados aquí, el tiempo medio de permanencia de los árboles en la bóveda sería de 170 años. Teniendo en cuenta que un árbol, en el caso de *P. uncinata*, tarda en promedio 80 años en alcanzar la bóveda, la vida media de los árboles que la alcanzan sería entonces de 250 años. Esta longevidad media no implica que cualquier cohorte sea reemplazada por otra alrededor de esa edad. Se trata de un dato teórico, resultante de un modelo exponencial que implica una mortalidad de la cohorte muy gradual, durante mucho tiempo, y una longevidad muy variable entre individuos, con lo que la regeneración subsiguiente difícilmente sería otra vez monocohorte.

Por otro lado, cabe destacar el predominio de los factores o procesos biológicos en las causas de mortalidad en los tres bosques —con proporciones muy similares— por encima de las perturbaciones de origen meteorológico. Este resultado confirma lo avanzado por BOSCH & GUTIÉRREZ (1996) en relación al proceso de expansión de los claros de bosque en PU-12, y coincide con lo observado en otros bosques subalpinos (WORRALL & HARRINGTON 1988; LERTZMAN & KREBS 1991; PERKINS *et al.* 1992), así como en templados caducifolios (KRASNY & WHITMORE 1992).

No obstante, dentro de los procesos biológicos causantes de mortalidad, la competencia entre árboles puede jugar un papel importante: evidencias de ésta aparecen, según la localidad, en un 29 a 54% de los casos de este tipo de mortalidad o, en consecuencia, en un 19 a 40% de todos los casos de mortalidad natural. Además, la existencia de competencia en estos bosques se pone de manifiesto también en los árboles vivos, tanto a través de la distribución de sus tasas de crecimiento y su variación con el tiempo (figuras 4, 9 y 14) como por sus frecuentes aumentos significativos del crecimiento en respuesta a perturbaciones que causan la desaparición de algunos árboles. Ambas evidencias se encuentran, por otro lado, durante la mayor parte de la historia del bosque: no se limitan a la más bien indefinida fase de exclusión, sino que se extienden desde la fase de iniciación a la de transición. Esto es probablemente el efecto de

una heterogeneidad espacial que desdibuja los límites de las etapas de la sucesión a consecuencia de que éstas coexisten, ligeramente asincrónicas, en diferentes sectores del bosque.

Sin embargo, a pesar de todas estas evidencias de que existe competencia, todavía no puede cuantificarse con certeza el porcentaje de mortalidad causada por este factor. Por un lado, en la práctica a menudo es difícil distinguir sus síntomas de los de otros factores, como enfermedades fúngicas de avance lento o el efecto a largo plazo de lesiones como la rotura de parte de la copa. Y, por otro lado, el efecto de la competencia y de las enfermedades u otros factores frecuentemente se presentan juntos, probablemente como resultado de una interacción compleja que es la causa real de la muerte del árbol (MANION 1981). En definitiva, estas razones restan sentido a la distinción o separación categórica entre competencia y otros procesos bióticos como factores de mortalidad mutuamente excluyentes, como por ejemplo la que emana de la clasificación de OLIVER & LARSON (1990), que separa las causas de mortalidad endógenas (competencia) de las exógenas (perturbaciones, enfermedades, otros factores de estrés, ...).

Con todo, el régimen de perturbaciones que se observa, dominado por episodios de baja intensidad y pequeña escala espacial, con el resultado de una mortalidad de bóveda relativamente baja, provoca que la fase de transición y la persistencia de la cohorte dominante se prolonguen durante mucho tiempo, dado que dichas perturbaciones no alteran sustancialmente la estructura demográfica. Concretamente, el bosque PU-6 lleva 50 años en la fase de transición, hasta la fecha de muestreo, y 90 el bosque PU-13. Durante esta fase permanece inhibida la aparición generalizada de regeneración, que requeriría una reducción mucho más notable de la densidad de la bóveda, tal como lo sugiere el caso de PU-12. En este último bosque, la súbita desaparición del 40% de los árboles de bóveda facilitó la entrada de una nueva cohorte, mientras que en los otros dos, reducciones menores (25 y 11%, respectivamente) no han generado tal respuesta. Así, el actual régimen

de perturbaciones, mediante este efecto de lenta disminución de la densidad de la bóveda en ausencia de regeneración simultánea, de seguir así lleva previsiblemente a un importante desfase de tiempo entre mortalidad y regeneración. Es decir, al largo periodo de mortalidad de la primera cohorte probablemente le seguirá, distante en el tiempo, un largo periodo de regeneración, por lo menos a la escala espacial estudiada aquí. Ese previsible periodo de regeneración, no obstante, deberá diferir sustancialmente del anterior, ya que será la respuesta a una suma de pequeñas perturbaciones locales dilatada en el tiempo, en vez de a una gran perturbación y, por consiguiente, será probablemente mucho más gradual y no en forma monocohorte. Sin embargo, las evidencias que apoyan esta última previsión son todavía muy débiles en los bosques muestreados y, de momento, los datos simplemente sugieren a largo plazo una dinámica marcadamente fluctuante en cuanto a la estructura del bosque (tamaño y edades), a consecuencia del importante desfase entre mortalidad y regeneración. Esta fluctuación, descrita también para ciertos bosques de coníferas de Norteamérica (PEET 1992), repercutiría por lo tanto, igualmente, en el recubrimiento, el índice foliar, la biomasa, la producción, la acumulación de necromasa, etc., así como en los hábitats que el bosque ofrece a las diferentes especies de la flora y la fauna que lo pueblan.

A pesar de todo, con la reconstrucción de estos tres bosques es todavía difícil prever si esta dinámica fluctuante se amortiguaría con el tiempo en condiciones completamente naturales, llegando a cierto equilibrio entre regeneración y mortalidad, es decir, a cierta estacionariedad a la escala espacial a la que nos estamos refiriendo. En otras palabras, este patrón de sucesión que observamos actualmente, fluctuante a largo plazo y hasta cierto punto homogéneo y sincrónico en el espacio dentro de cada bosque a la escala estudiada (por encima de la ya comentada heterogeneidad y asincronía a escala más fina, de cada punto), parece tener su origen en fuertes perturbaciones ocurridas en el pasado, que habrían homogeneizado y sincronizado la sucesión en áreas considerablemente grandes.

Así, la estructura demográfica de los bosques actuales está aún condicionada, de forma generalizada, por este pasado de hace 150 o 200 años —y, probablemente, por otros periodos históricos más recientes de cambio demográfico y socioeconómico, como la Guerra Civil, la posguerra, la industrialización y electrificación, etc.—, puesto que los árboles hoy dominantes corresponden aún a la primera cohorte establecida después de aquellas perturbaciones. Por eso, y dado que esas perturbaciones podrían haber sido causadas por la actividad humana, nos faltan evidencias de cómo sería realmente la sucesión a más largo plazo bajo el régimen natural, como mínimo hasta la desaparición total de la primera cohorte post-perturbación. A propósito, cabe destacar que esta huella histórica en los bosques es muy generalizada y no sólo para el Pirineo, ya que se encuentra también en otras zonas de montaña distantes, mediterráneas (BOSCH 1995).

En el caso de que por causa del régimen de perturbaciones no se alcanzara la estacionariedad antes citada, ésta tendría que buscarse en una escala espacial superior, a nivel de paisaje, de grandes extensiones de bosque donde diferentes zonas, en una especie de mosaico cambiante (WHITE & PICKETT 1985), se encontrasen cada una en una etapa diferente de la sucesión y la suma de todas resultase en una estructura aproximadamente estable. Sin embargo, también a esta escala de paisaje, los factores históricos citados, que han actuado de forma similar a nivel de todo el Pirineo (GARCÍA-RUIZ & LASANTA-MARTÍNEZ 1990), probablemente aún impiden que esta hipótesis sea contrastable.

CONCLUSIONES

Después de una perturbación intensa o del abandono de pastos subalpinos, el desarrollo del bosque de *Pinus uncinata* sigue un esquema bastante definido y similar, en diferentes condiciones topográficas y de sustrato. Se observa una fase de iniciación siempre muy larga, de 110-140 años y marcadamente heterogénea en el espacio. Durante los primeros 70-90 años de este periodo tiene lugar el auténtico estableci-

miento de nuevos individuos por germinación y, después, la bóveda empieza a cerrarse impidiendo la entrada de más individuos. La aparición de nuevos individuos, observada a pequeña escala espacial, parece viable durante un periodo de tiempo bastante acotado, pero a la escala espacial de un transecto se inicia de forma heterogénea y asincrónica, lo cual determina la larga duración de esta etapa y genera, por consiguiente, una cohorte con una gran amplitud de rango de edades. En otras palabras, la recolonización del espacio tiene lugar a una tasa diferente en función de la escala espacial involucrada: espacios mayores se recolonizan a una tasa menor que espacios pequeños, lo que indica cierto efecto de facilitación.

Al final de la etapa de iniciación suele producirse un incremento de la competencia, hecho que indica el inicio de una fase de exclusión, aunque de forma poco acusada. No obstante, prácticamente al mismo tiempo o incluso durante la fase de iniciación, pequeñas perturbaciones dispersas suelen empezar a afectar a la incipiente bóveda. Este proceso determina una especie de *bypass* hacia la fase de transición, en la cual puede mantenerse durante muchas décadas la cohorte dominante bajo este mismo régimen de perturbaciones, que va disminuyendo lentamente su densidad y abriendo pequeños claros. Esta secuencia representa una desviación del modelo de Peet & Christensen que ha sido descrita también para otros bosques subalpinos y de ambientes extremos, y que se atribuye a la lentitud y a la heterogeneidad espacial de la fase de iniciación.

La mortalidad de los árboles adultos implicada en la fase de transición es provocada en primer lugar por factores y procesos biológicos —incluyendo la competencia, sola o en interacción con otros factores— y, en segundo lugar, por agentes meteorológicos. Para el periodo en el que se pudo reconstruir, de unos 40-60 años, su tasa (0.56-0.62% anual) es bastante baja con respecto a las coníferas en general, pero comparable a la de otros bosques subalpinos.

A pesar de esta pérdida progresiva de densidad de la bóveda en la fase de transición, la regene-

ración permanece aún ausente mientras no ocurren perturbaciones más intensas. Este hecho sugiere que a largo plazo, en condiciones naturales, se produce una considerable fluctuación en la estructura y la funcionalidad del bosque a medida que la cohorte dominante, después de la perturbación inicial, nace, crece, entra en declive y va cediendo espacio para la regeneración. No obstante, dado que estas perturbaciones iniciales podrían ser de origen humano, queda abierto el interrogante sobre si esta dinámica fluctuante se mantendría igualmente en ausencia de un pasado intervenido por el hombre, es decir, como mínimo más allá de la desaparición total de la primera cohorte, o bien si se alcanzaría progresivamente un estado estacionario a la escala espacial del *stand* de 300-350 m. En el primer caso habría que buscar el estado estacionario en una escala espacial superior, pero los factores históricos de uso del territorio que pesan en todo el Pirineo probablemente impidan contrastar esta hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

Diferentes fases del trabajo de campo y de laboratorio se realizaron gracias al soporte económico de la Fundació Caixa de Barcelona (Proyecto «Estratègies de regeneració i bases per a un estudi demogràfic dels boscos de *Pinus uncinata* i de *P. sylvestris* a Catalunya»), del Ministerio de Educación y Ciencia (Proyecto CICYT PB89-0269). Durante la elaboración de los resultados y la redacción de este artículo, O. Bosch disfrutó de una beca del Comissionat per a Universitats i Recerca de la Generalitat de Catalunya y posteriormente de una beca la Fundación Caja de Madrid. El trabajo de campo lo realizamos gracias a la inestimable ayuda de Dolors Palacín, Agnès Bernat, Laureà Giné, Bernat López y Laura Llorens. Finalmente debemos un especial agradecimiento a Empar Carrillo y Josep M.^a Ninot por su ayuda en la determinación de las especies e identificación de las comunidades vegetales, y a Pere Rovira por los dibujos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAILLIE, M.G.L. 1982. Tree-Ring Dating and Archaeology. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 274 pp.
- BOSCH, O., GINÉ, L., RAMADORI, E.D., BERNAT, A. & GUTIÉRREZ, E. 1992. Disturbance, Age and Size Structure in Stands of *Pinus uncinata* Ram. Pirineos 140: 5-14.
- BOSCH, O. 1995. Notes sobre el passat, el present i el futur de les pinedes de pi roig (*Pinus sylvestris* L.) de les Muntanyes de Prades: Resultat d'un estudi dendroecològic. Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural 63: 118-132.
- BOSCH, O. & GUTIÉRREZ, E. 1996. Canopy gaps in coniferous forests of the Pyrenees: Discrete versus continuous changes. En: J.S. Dean, D.M. Meko & T.W. Swetnam (eds.) Tree Rings, Environment and Humanity. Proceedings of the International Conference, Tucson, Arizona, 17-21 May 1994. pp. 353-362. Radiocarbon, Department of Geosciences, The University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- BRANG, P. 1988. Decline of mountain pine (*Pinus mugo* ssp. *uncinata*) stands in the Swiss National Park - A dendrochronological approach. Dendrochronologia 6: 151-162.
- CARRILLO, E. & NINOT, J.M. 1992. Flora i vegetació de les valls d'Espot i Boí. Institut d'Estudis Catalans, Arxius Secció Ciències 99 (1-2): 1-474, 1-350.
- CEBALLOS, L. & RUIZ DE LA TORRE, J. 1979. Árboles y arbustos. E.T.S.I.M., Madrid.
- CHANG, L. & TIAO, G.C. 1983. Estimation of time series parameters in the presence of outliers. Technical Report No. 8. Technical Research Center, University of Chicago, Chicago, Illinois, USA.

- COTTAM, G. & CURTIS, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37 (3): 451-461.
- DANIELS, L. 1994. The dynamics of old-growth forests near Vancouver, British Columbia. Ph.D. Thesis. Department of Forest Science, University of British Columbia, Vancouver, Canada.
- DAY, R.J. 1972. Stand structure, succession, and use of southern Alberta's Rocky Mountain forest. *Ecology* 53 (3): 472-478.
- DOWNING, D.J. & McLAUGHLIN, S.B. 1990. Detecting shifts in radial growth by use of intervention detection. En: E.R. Cook & L. Kairiukstis (eds.) *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. pp. 258-270. Kluwer Acad. Publ. & Institute for Integrated Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria.
- DRURY, W.H. & NISBET, I.C.T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54 (3): 331-368.
- EDMONDS, R.L., THOMAS, T.B. & MAYBURY, K.P. 1993. Tree population dynamics, growth, and mortality in old-growth forests in the western Olympic Mountains, Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 512-519.
- FOLCH, R., FRANQUESA, T., & CAMARASA, J.M. 1984. Vegetació. Història Natural dels Països Catalans, vol. 7. Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- FOSTER, J.R. & REINERS, W.A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. *Vegetatio* 68: 109-114.
- FRELICH, L.E. & LORIMER, C.G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological Monographs* 61 (2): 145-164.
- GARCÍA RUIZ, J.M. & LASANTA MARTÍNEZ, T. 1990. Land-use changes in the Spanish Pyrenees. *Mountain Research and Development* 10 (3): 267-279.
- GLENN-LEWIN, D.C. & VAN DER MAAREL, E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En: D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet & T.T. Veblen (eds.) *Plant succession: Theory and prediction*. pp. 11-59. Chapman and Hall, London, U.K.
- GLITZENSTEIN, J.S., HARCOTBE, P.A. & STRENG, D.R. 1986. Disturbance, succession and maintenance of species diversity in an east Texas forest. *Ecological Monographs* 56 (3): 243-258.
- HARCOTBE, P.A. 1986. Stand development in a 130-year-old spruce-hemlock forest based on age structure and 50 years of mortality data. *Forest Ecology and Management* 14: 41-58.
- HEINSELMAN, M.L. 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research* 3: 329-382.
- HENRI, 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.
- HETT, J.M. & LOUCKS, O.L. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology* 64: 1029-1044.
- HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin* 44: 69-75.
- JOHNSON, E.A. & FRYER, G.I. 1989. Population dynamics in lodgepole pine - Engelmann spruce forests. *Ecology* 70 (5): 1335-1345.
- KOZŁOWSKI, T.T., KRAMER, P.J. & PALLARDY, S.G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, San Diego, California, USA.

- KRASNY, M.E. & WHITMORE, M.C. 1992. Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 139-143.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row Publ., New York, USA.
- LERTZMAN, K.P. & KREBS, C.J. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1730-1741.
- LERTZMAN, K.P., SUTHERLAND, G.D., INSELBERG, A. & SAUNDERS, S.C. 1996. Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest. *Ecology* 77 (4): 1254-1270.
- LORIMER, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61 (5): 1169-1184.
- 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.
- MANION, P.D. 1981. *Tree disease concepts*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- MARGALEF, R. 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions de la Universitat de Barcelona, Barcelona.
- MCDOWALL, D., MCCLEARY, R., MEIDINGER, E.E. & HAY, R.A., JR. 1980. *Interrupted time series analysis*. Sage University Paper Series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 07-021. Sage Publications, Beverly Hills, London, U.K.
- MILES, J. 1979. *Vegetation dynamics*. Chapman and Hall, London, U.K.
- MOHLER, C.L., MARKS, P.L. & SPRUGEL, D.G. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *Journal of Ecology* 66: 599-614.
- OLIVER, C.D. & LARSON, B.C. 1990. *Forest stand dynamics*, McGraw Hill, New York, USA.
- PEET, R.K. 1992. Community structure and ecosystem function. En: D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet & T.T. Veblen (eds.) *Plant succession: Theory and prediction*. pp. 103-151. Chapman and Hall, London, UK.
- PEET, R.K. & CHRISTENSEN, N.L. 1987. Competition and tree death. *BioScience* 37 (8): 586-595.
- PERKINS, T.D., KLEIN, R.M., BADGER, G.J. & EASTER, M.J. 1992. Spruce-fir decline and gap dynamics on Camels Hump, Vermont. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 413-422.
- PILCHER, J.R. 1990. Sample preparation, cross-dating, and measurement. En: E.R. Cook & L. Kairiukstis (eds.) *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. pp. 40-51. Kluwer Acad. Publ. & Institute for Integrated Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria.
- POLLARD, J.H. 1971. On distance estimators of density in randomly distributed forests. *Biometrics* 27: 991-1002.
- RAPHAEL, M.G. & MORRISON, M.L. 1987. Decay and dynamics of snags in the Sierra Nevada, California. *Forest Science* 33 (3): 774-783.
- REICH, R.W. & VAN DER KAMP, B.J. 1992. Frost, canker, and dieback of Douglas-fir in the central interior of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 373-379.
- RINN, F. 1996. *Time Series Analysis and Presentation (TSAP) version 3.0 Reference Manual*, Heidelberg, Germany.
- RUNKLE, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. En: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. pp. 17-33. Academic Press, New York, USA.

- SCHWEINGRUBER, F.H. 1990. Dendroecological information in pointer years and abrupt growth changes. En: E.R. Cook & L. Kairiukstis (eds.) *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. pp. 277-283. Kluwer Acad. Publ. & Institute for Integrated Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria.
- SHUGART, H.H. 1984. *A theory of forest dynamics: The ecological implications of forest succession models*. Springer-Verlag, New York, USA. 278 pp.
- STOKES, M.A. & SMILEY, T.L. 1968. *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- WARDE, W. & PETRANKA, J.W. 1981. A correction factor table for missing point-center quarter data. *Ecology* 62 (2): 491-494.
- WARING, R.H. & SCHLESINGER, W.H. 1985. *Forest ecosystems: Concepts and management*. Academic Press, Orlando, Florida, USA. 340pp.
- WHITE, P.S. & PICKETT, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. En: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. pp. 3-13. Academic Press, New York, USA.
- WORRALL, J.J. & HARRINGTON, T.C. 1988. Etiology of canopy gaps in spruce-fir forests at Crawford Notch, New Hampshire. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1463-1469.
- YARRANTON, M. & YARRANTON, G.A. 1975. Demography of a jackpine stand. *Canadian Journal of Botany* 53: 310-314.
- ZACKRISSON, O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. *Oikos* 29: 22-32.

APÉNDICE 1: MUESTREO DE CAMPO Y CÁLCULO DE LAS DENSIDADES

Esquema del muestreo en el campo

La distancia entre puntos de muestreo se fija de antemano para cada transecto según una apreciación previa de la densidad. En cada punto se realiza el muestreo de las cuatro categorías (árboles adultos, jóvenes, pimpollos y muertos), aunque en la figura 16 se hayan representado separados en diferentes puntos. La dirección del transecto debe ser corregida de un punto a otro si la orientación de la pendiente cambia.

En el punto i se esquematiza el muestreo de los árboles adultos (círculos negros) según el método de los cuadrantes de COTTAM & CURTIS (1956), adecuado cuando los individuos no muestran un patrón espacial claramente agregado. La dirección del transecto y su perpendicular delimitan cuatro cuadrantes iguales, en cada uno de los cuales se elige el árbol adulto más cercano al punto central. De ese árbol se anota su distancia a dicho punto y se toman los datos y las muestras pertinentes. Sin embargo, un cuadrante se considera vacío por razones prácticas si el árbol más próximo se halla a una distancia superior a un valor límite preestablecido —normalmente la mitad de la distancia entre puntos consecutivos, para evitar el posible muestreo de un mismo individuo en dos puntos—.

En el punto $i+1$ se esquematiza el muestreo de árboles jóvenes y de pimpollos. El rectángulo J para los jóvenes se establece con una anchura fija de 1m y una longitud determinada por la distancia entre los árboles adultos A y C . De este modo, la superficie muestreada se adapta a la estructura

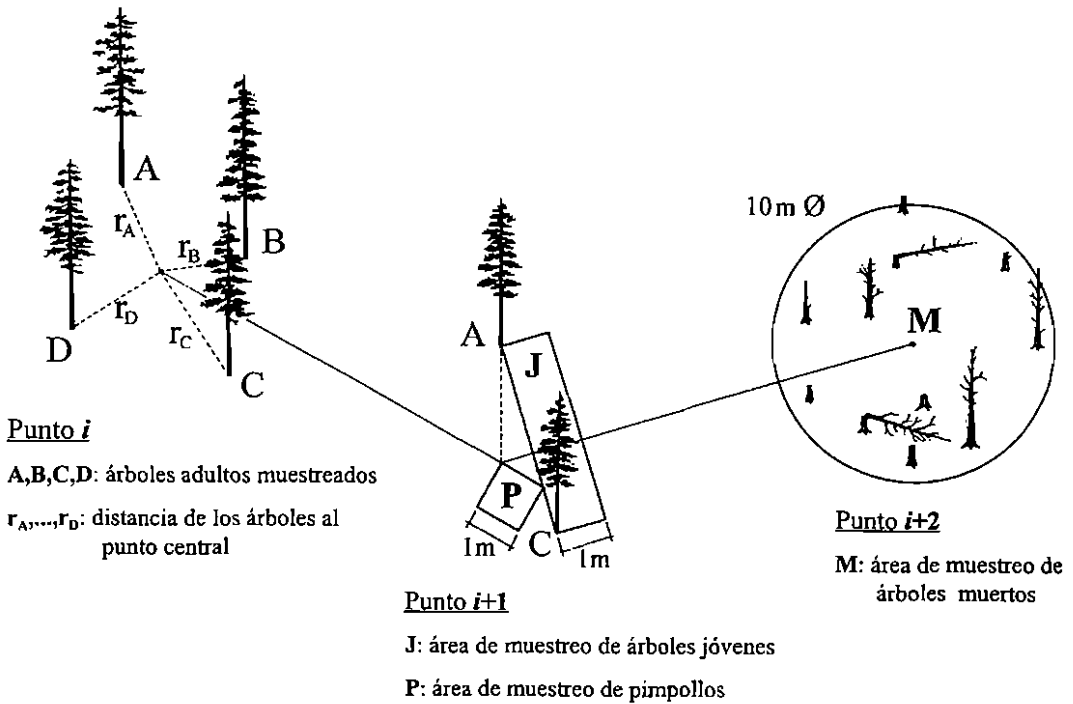


Fig. 16. Esquema del diseño del muestreo en el campo. [Scheme of the field sampling design.]

espacial del bosque, aunque como contrapartida, el tamaño variable del rectángulo pierde las propiedades estadísticas de una superficie fija que permitiría calcular la varianza de la estimación de la densidad.

El muestreo de pimpollos se efectúa en el cuadrado P, contiguo al punto central y de tamaño fijo de 1 m².

Finalmente, en el punto $i+2$ se esquematiza el muestreo de los árboles muertos, efectuado en el interior del círculo M de radio fijo e igual a 5 m. Este sistema de parcela de área fija se estableció por la imposibilidad de asegurar de antemano la presencia de árboles muertos alrededor de cada punto, lo que hacía inadecuado un muestreo por distancias como el de los árboles adultos. Por otro lado, tiene las propiedades estadísticas que permiten calcular la varianza de la densidad, la cual es la base de la estimación de los intervalos de confianza de la tasa de mortalidad.

Cálculo de la densidad para cada categoría

Según Cottam & Curtis (1956), la densidad de los individuos inventariados por el método de los cuadrantes —en este caso los adultos— se obtiene como

$$D = 1/\bar{r}^2$$

donde \bar{r} es la media de todas las distancias punto-árbol medidas en el transecto, es decir,

$$D = \frac{1}{\left(\frac{1}{4n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^4 r_{ij} \right)^2}$$

donde r_{ij} es la distancia desde el punto i al árbol más próximo a él en el cuadrante j , y n es el número de puntos del transecto.

No obstante, puesto que según Pollard (1971), citado por Krebs (1989), ese estimador de la densidad es sesgado, nosotros utilizamos el que propone dicho autor en su sustitución:

$$D = \frac{4(4n-1)}{\pi \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^4 r_{ij}^2}$$

cuyo resultado son individuos por m^2 , o individuos por hectárea si se multiplica por 10^4 .

Este método permite estimar la varianza de la estimación de la densidad, su error estándar y sus límites de confianza:

$$S_D^2 = \frac{D^2}{4n-2}; \quad SE_D = \sqrt{S_D^2 / 4n}; \quad \text{límites de confianza (95\%)} = \frac{\sqrt{16n-1} \pm 1.96}{\sqrt{\pi \sum_i \sum_j r_{ij}^2}}$$

Cuando faltan distancias –porque existen cuadrantes vacíos– hay que tomar la precaución de sustituir en estas fórmulas la expresión $4n$ por $4n-m$, donde m es el número de cuadrantes vacíos, de lo contrario los cuadrantes vacíos tendrían el efecto de incrementar la densidad; luego debe multiplicarse la densidad resultante por el factor de corrección propuesto por Warde & Petranka (1981) en función de porcentaje de cuadrantes vacíos.

Conociendo la densidad de árboles adultos del bosque, D_A , el muestreo de los k_A árboles adultos (normalmente $k_A = 4n$) a lo largo del transecto equivaldrá a haberlos muestreado en una superficie $A_A = k_A / D_A$.

Para las demás categorías de árboles, como la superficie de muestreo es conocida directamente, el cálculo de la densidad media es obvio. Sin embargo, la estimación de su varianza y de sus límites de confianza varía en cada caso. Para los jóvenes, como ya se ha dicho, el método de muestreo en rectángulo de tamaño variable no permite la estimación de la varianza. Para los pimpollos y para los adultos muertos, dicha estimación depende de la distribución espacial de los individuos (si es aleatoria o agregada), que debe ser comprobada en cada transecto para aplicar luego el método adecuado a cada caso.

Densidades y distribuciones conjuntas

Dado que cada categoría de árbol es muestreada en una superficie distinta, el cálculo de las densidades y distribuciones (de diámetro, edad, etc.) conjuntas requiere el uso de factores de ponderación.

Así, la densidad D_i (indiv./Ha) de una clase diamétrica i cualquiera con diámetro $d_i \leq d < d_i + \Delta d$, incluyendo todas las categorías —incluso árboles muertos—, se calculará como

$$D_i = \frac{f_{Ai}}{A_A} + \frac{f_{Ji}}{A_J} + \frac{f_{Pi}}{A_P} + \frac{f_{Mi}}{A_M}$$

donde f_{Ai} , f_{Ji} , f_{Pi} , f_{Mi} son las frecuencias absolutas en la muestra de los individuos adultos, jóvenes, pimpollos y muertos respectivamente pertenecientes a la clase i de diámetro, y A_A , A_J , A_P , A_M son las áreas muestreadas para las mismas categorías.

APÉNDICE 2: CALIBRACIÓN DEL GRADO DE DETERIORO CON RESPECTO A LA ANTIGÜEDAD DE LOS RESTOS DE ÁRBOLES MUERTOS. ESTIMACIÓN DE LA ANTIGÜEDAD A PARTIR DEL GRADO DE DETERIORO

En base a las descripciones de campo de numerosos restos de distintas localidades, se definieron 8 categorías discretas del grado de descomposición (tabla 5). Los procesos de deterioro de las distintas partes del árbol generan una secuencia cronológica típica que queda reflejada en estas categorías.

Usando esta tabla, para cada resto de árbol de antigüedad conocida con precisión —datado dendrocronológicamente— se obtuvo el valor correspondiente a su grado de descomposición. Con estos datos se obtuvo independientemente para cada localidad la antigüedad media de cada categoría de descomposición y su distribución (figura 17).

TABLA 5
GRADOS DE DETERIORO DE LOS ÁRBOLES MUERTOS.
[DEGREES OF DECAY OF DEAD TREES.]

Grado de descomposición	Hojas	Ramas pequeñas	Ramas grandes	Corteza del tronco	Albura	Duramen
1	Verdes, secas, o ya ausentes	Presentes	Presentes	Entera	Dura, amarillenta	
2	Ausentes	Ausentes	Presentes	Empieza a caerse	Dura, grisácea	
3		Ausentes	Presentes	En parte ausente	Dura, gris	
4		Ausentes	—	Prácticamente ausente	Algo blanca, esp. partes más húmedas. Se rompe fácilmente	Duro
5		Ausentes	—	Ausente	Desestructurada (la superficie puede ser más sólida)	Duro
6		Ausentes	—	Ausente	Parcialmente ausente	Empieza a deshacerse
7			Ausentes	Ausente	Ausente	Sólo fragmentos
8			Ausentes	Ausente	Ausente	Integrado en el humus

Categorización en diferentes grados de deterioro del proceso de descomposición de los árboles muertos. En el caso de troncos talados u otras en que no fuera observable el árbol entero, la descripción y la categorización se basan lógicamente sólo en lo referente al tronco (albura, duramen y corteza), que normalmente constituye la información más útil y determinante. [Categorization of the process of weathering and decay of dead tree remains in different degrees. In the case of stumps or any other case where the entire tree is not visible, the description and the categorization are logically based only on the visible part of the stem (usually sapwood, heartwood and bark), which normally provides the most important and useful piece of information.]

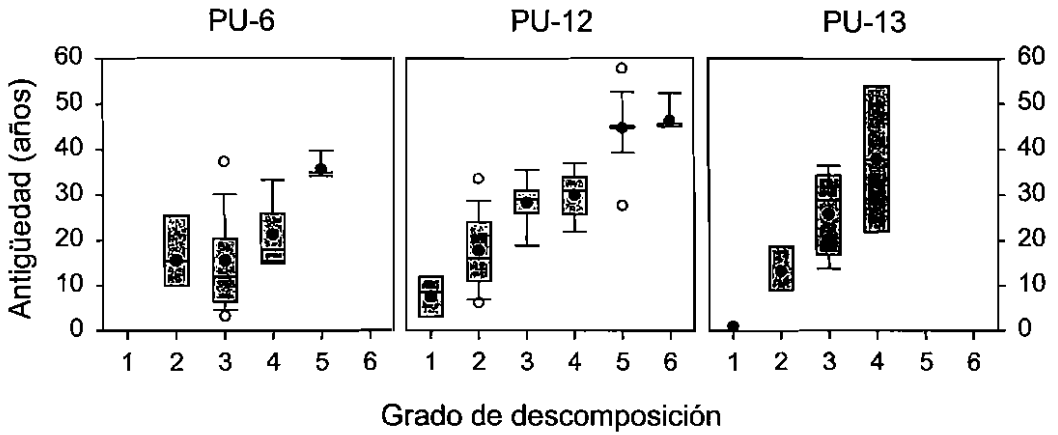


Fig. 17. Relaciones entre la antigüedad (desde el año de muerte) y el grado de deterioro o descomposición de los árboles muertos, para cada uno de los bosques muestreados. Los *box plots* representan la mediana (línea central) y los percentiles de 25 y 75% (límites de las cajas) y de 5 y 95% (extremo de las barras) de los datos de cada categoría, mientras que los círculos negros representan su antigüedad media. Los círculos vacíos representan datos extremos. [Relationships between age since death and degree of decay of dead trees for the three forests studied. The box plots represent the median (central line of the box), the 25 and 75% percentiles (box limits), and the 5 and 95% percentiles (error bars) of the age data in each decay degree, while black dots represent the mean age. Hollow circles represent outliers.]

Inicialmente estas relaciones se establecieron también independientemente para cada uno de cuatro tipos de resto de árbol habituales (tocones talados, árboles muertos en pie, árboles tumbados desarraigados, y árboles tumbados rotos por la base del tronco) por la dificultad de unificar los criterios de descripción y por las posibles diferencias en las tasas de descomposición. Sin embargo, en la práctica las relaciones resultantes se unificaron, tanto por la falta de diferencias sensibles entre los diferentes tipos de restos como porque muchas veces el volumen de datos en cada tipo era insuficiente para construir esas relaciones y compararlas. Los datos de las distintas localidades, en cambio, no se unificaron en una sola relación ya que son visibles ciertas diferencias en la tasa de descomposición.

La considerable variabilidad de la antigüedad dentro de cada grado de descomposición es patente en los gráficos, aunque la tendencia de su media es también evidente. Así, la antigüedad media de la categoría correspondiente fue el valor utilizado como estimación de la antigüedad para los restantes árboles muertos no datados.

APÉNDICE 3: ESTIMACIÓN DEL AÑO DE LA MÉDULA EN LAS MUESTRAS INCOMPLETAS

El testigo, una vez pulido para facilitar la visión de los anillos, se superpone a una lámina transparente con un dibujo compuesto de una serie de círculos concéntricos, a modo de diana (figura 18). Desplazando el testigo hacia el centro de los círculos tal como se indica en el dibujo se encuentra visualmente la posición a la que los anillos son paralelos a algunas de la circunferencias dibujadas. En esta posición, la distancia r_0 entre el anillo más interno de la muestra y el centro de los círculos de la diana es una estimación de la distancia entre dicho anillo y la médula del árbol de donde proviene.

Con esta distancia, luego, puede obtenerse una estimación del número t_0 de anillos omitidos hasta la médula por interpolación en un gráfico representando la curva de crecimiento radial medio de los demás árboles adultos de los que se haya obtenido la muestra completa hasta la médula (figura 19).

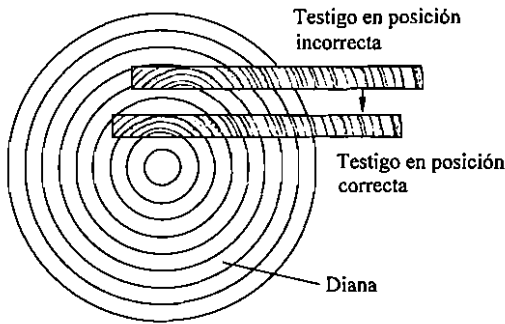


Fig. 18. Esquema del método de estimación del año de la médula en los testigos que no la contienen. [Scheme of the method for estimating the pith year in samples not containing the pith.]

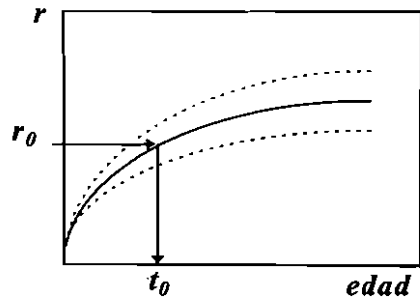


Fig. 19. Ejemplo ficticio de interpolación usada para estimar el número de anillos omitidos hasta la médula en una muestra que no la alcanzó por una distancia r_0 ; r es la distancia a la médula; $edad$ es el número medio de anillos a esa distancia, y es utilizado como estimación del número de anillos entre el extremo interno de la muestra y la médula. La línea continua representa la media y las de trazos la desviación estándar. [Simulated example of the interpolation used to estimate the number of rings missed to the pith by a sample not reaching it by a distance r_0 ; r is the distance to the pith; $edad$ (age) is the mean number of rings at that distance, and is used as an estimate of the number of rings missed between the innermost end of the sample and the pith. The solid line represents the mean, and the dashed one the standard deviation.]

Una vez datado el anillo más interno de la muestra en cuestión, bastará sustraer a su fecha el número estimado de anillos omitidos (t_0) para obtener la estimación del año de la médula, o año de germinación en el caso de muestras basales.

APÉNDICE 4: IDENTIFICACIÓN DE RESPUESTAS EN EL CRECIMIENTO

La identificación de los aumentos repentinos de la tasa de crecimiento en cada árbol se llevó a cabo sobre la serie original de crecimientos radiales de forma automatizada, mediante un sencillo algoritmo de computación. Éste recorre la serie de principio a fin comprobando año por año si se produce un aumento significativo del crecimiento a medio plazo según un criterio predefinido: Se considera una respuesta significativa aquella en la que el crecimiento radial medio del periodo de 10 años posterior —iniciando en el año en cuestión— supera en un 50% o más el crecimiento medio del periodo de 10 años inmediatamente anterior. Es decir, se considera que existe una respuesta significativa en el año t si se cumple la condición

$$\frac{\frac{1}{10} \sum_{i=t}^{t+9} \epsilon_i}{\frac{1}{10} \sum_{i=t-10}^{t-1} \epsilon_i} \geq 1.50$$

donde ϵ_i es el crecimiento radial correspondiente al año i .

Cuando esta condición se cumple en una serie de años consecutivos, se toma en cuenta sólo el del mayor cociente.

Fijando el umbral de aumento en el 50% y la longitud de los periodos en comparación en 10 años se consideró que quedaba filtrada cualquier otra fluctuación del crecimiento causada por variaciones normales del clima u otros factores de impacto menor y/o más gradual que las perturbaciones, las cuales suelen ser las responsables de las alteraciones del crecimiento más pronunciadas y a la vez más bruscas (Lorimer 1985).

Los resultados de este análisis automatizado se supervisaron para eliminar posibles resultados espúreos, debidos típicamente a la presencia de anillos de reacción u otras deformaciones. Algunos ejemplos de respuestas significativas encontradas en las series analizadas por el criterio citado se encuentran en la figura 20.

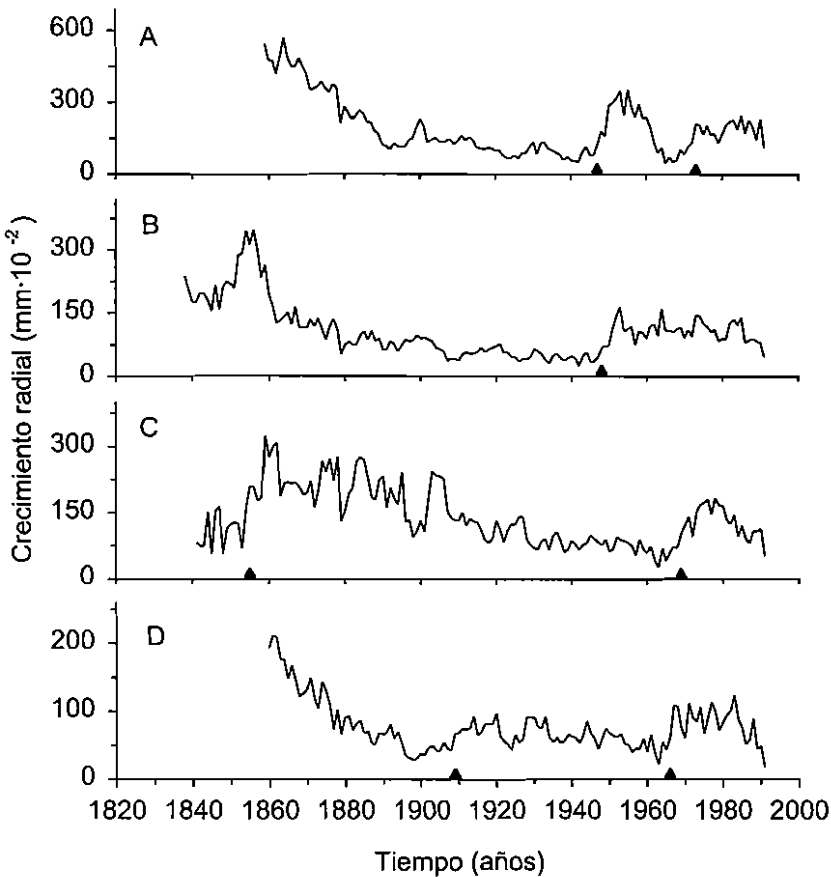


Fig. 20. Series de crecimiento radial correspondientes a los árboles A: 5C (PU-12); B: 8A (PU-12); C: 2C (PU-13); y D: 9D (PU-13). Los triángulos negros bajo cada serie indican el año en el que se detectó un aumento significativo del crecimiento según el criterio explicado. [Series of annual radial growth from trees A: 5C (PU-12); B: 8A (PU-12); C: 2C (PU-13); and D: 9D (PU-13). The black triangles indicate the year in which a significant growth increase was detected according to the criteria explained.]

APÉNDICE 5: RECONSTRUCCIÓN DE LA SERIE DE DIÁMETROS DE LOS ÁRBOLES MUESTREADOS

La base de la reconstrucción del diámetro de un árbol a lo largo del tiempo es, lógicamente, su serie de anillos de crecimiento. Una buena aproximación sería, pues, la serie acumulada de los crecimientos radiales (multiplicados por 2) medidos en un testigo. Sin embargo, en la práctica la suma de dichas medidas generalmente difiere notablemente de la mitad del diámetro del tronco medido en el campo. Esto suele deberse a los siguientes motivos:

- La suma de los anillos no incluye el grosor de la corteza del árbol.
- El testigo aparece desviado del centro del árbol o no llega a la médula, por lo que no recoge todos los anillos.
- El testigo fue tomado a una altura ligeramente distinta de donde se midió el diámetro del árbol.
- El crecimiento del árbol es asimétrico y el testigo se tomó por un lado donde los anillos son en promedio más estrechos o más anchos que en el lado opuesto.
- Al secarse antes de ser medido, el testigo se ha contraído en una cierta proporción de su longitud original.

Para evitar y/o corregir estos posibles errores, la reconstrucción del diámetro de cada árbol muestreado se efectuó siguiendo la secuencia siguiente.

1. Se estimó el radio real del árbol sin la corteza (en el sentido geométrico, es decir, la mitad del diámetro sin corteza):

$$r' = \frac{1}{2} d - \hat{e}(d)$$

donde d es el diámetro medido en el campo y $\hat{e}(d)$ es la estimación del grosor e de la corteza (véase figura 21), obtenida mediante una función del diámetro. Ésta, a su vez, se obtuvo por regresión alométrica o lineal a partir de datos de un muestreo complementario.

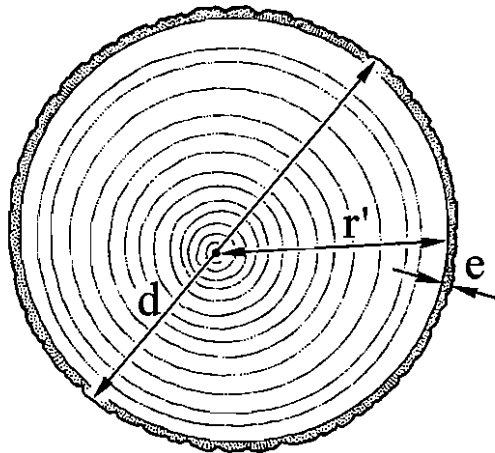


Fig. 21.

2. Se calculó el factor de corrección F_c que relaciona el radio real del árbol sin corteza (r') con su radio aparente (r'_a), esto es, el radio deducido de la muestra como la suma de las medidas de sus anillos más la distancia omitida hasta el centro:

$$r' = F_c \cdot r'_a = F_c \left(r_0 + \sum_{i=1}^k a_i \right)$$

donde r_0 es la distancia entre el centro y el límite interior del primer anillo medido en el testigo (estimada según método descrito en apéndice 2; véase dibujo), a_i es la medida del grosor del i -ésimo anillo de la muestra, y k es el número total de anillos medidos en la misma (véase figura 22).

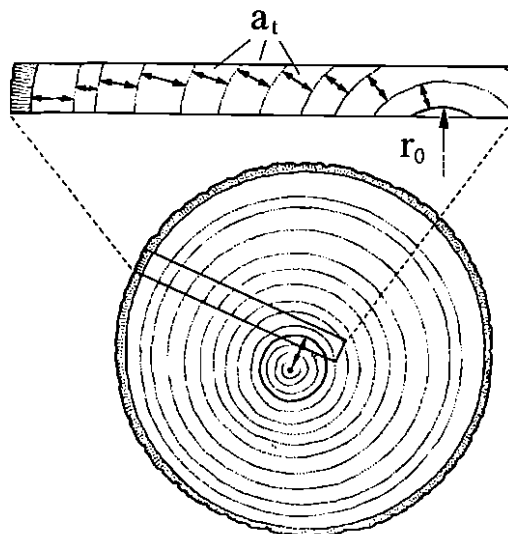


Fig. 22.

3. Aplicando el factor de corrección a las medidas tomadas en la muestra se obtuvo la serie corregida del radio sin corteza del árbol:

$$r'_t = F_c \left(r_0 + \sum_{i=1}^t r_i \right)$$

donde r'_t es el radio estimado del árbol en el año correspondiente al anillo t .

4. Finalmente se revirtió la serie de r' a la de diámetro con corteza a través de la estimación del grosor de ésta para cada año:

$$d_t = 2(r'_t + \hat{\varepsilon}(r'_t))$$

donde d_t es el diámetro del árbol estimado para el año del anillo t , y $\hat{\varepsilon}(r'_t)$ es el grosor estimado de la corteza, calculado mediante una simple regresión respecto del radio de madera —obtenida en un muestreo complementario—.

APÉNDICE 6: RECONSTRUCCIÓN DE LA SERIE DE DIÁMETROS DE LOS ÁRBOLES NO MUESTREADOS

Las series reconstruidas del diámetro de los árboles muestreados se utilizaron para construir una matriz de tasas medias de crecimiento en diámetro por década y clase diamétrica, de la forma

$$C = \begin{pmatrix} c_{11} & \dots & c_{1j} & \dots & c_{1n} \\ \dots & & \dots & & \dots \\ c_{i1} & \dots & c_{ij} & \dots & c_{in} \\ \dots & & \dots & & \dots \\ c_{m1} & \dots & c_{mj} & \dots & c_{mn} \end{pmatrix}$$

donde c_{ij} es el promedio de los crecimientos anuales en diámetro efectuados durante la década j por todos los árboles que al final de esa década pertenecían a la clase diamétrica i .

Los valores de estas tablas correspondientes a los tres bosques muestreados son los representados en las figuras 4, 9 y 14 respectivamente.

La reconstrucción estimativa de la serie de diámetro de un árbol vivo se lleva a cabo empezando en el año de muestreo por su diámetro en tal fecha, y a ese diámetro se le resta sucesivamente el crecimiento correspondiente en cada momento a su clase de diámetro y década, de modo que la tasa de crecimiento utilizada va «trasladándose» por la matriz C en sentido aproximadamente diagonal ascendente hacia la izquierda. En el caso de los árboles muertos, se empieza en el año estimado de su muerte por su diámetro en tal momento, y se sigue el mismo proceso.

Dado que la matriz C puede presentar vacíos (en el bosque puede no haber habido en todas las décadas árboles de todas las clases diamétricas), cuando la reconstrucción necesita el valor correspondiente a un vacío éste es estimado como

$$\hat{c}_{ij} = \frac{c_{.j}}{c_{.}} \cdot c_{i.}$$

donde $c_{.j}$ es la media de las tasas de crecimiento de todas las clases diamétricas en la década j , es decir, la media de la columna j ; $c_{i.}$ es la media de las tasas de crecimiento de todas las décadas para la clase diamétrica i , es decir, la media de la fila i ; y $c_{.}$ es la media de las tasas de crecimiento de todas las clases diamétricas en todas las décadas, es decir, la media de todos los elementos de la matriz C .

Este método de reconstrucción se implementó en un programa de ordenador. El fundamento del método está en la constatación empírica, en todos los bosques analizados, de que no se puede asumir una tasa de crecimiento media estable en el tiempo para cada clase diamétrica —o, lo que es lo mismo, una curva de crecimiento media estable en el tiempo—, ya que ésta va cambiando significativamente con el tiempo como reflejo de los cambios que ocurren en la estructura del bosque.