

Crecimiento radial de las principales especies arbóreas de la isla de Cortegada (Parque Nacional de las Islas Atlánticas) en relación con la historia y el clima

S. Lamas* y V. Rozas

*Departamento de Ecología. Centro de Investigación e Información Ambiental de Galicia.
Apdo. 127. 36080 Pontevedra. España*

Resumen

Se realizó un estudio de los patrones de crecimiento radial de *Quercus robur* L., *Quercus pyrenaica* Willd., *Pinus pinaster* Ait., *Pinus pinea* L. y *Laurus nobilis* L., especies dominantes en la isla de Cortegada, perteneciente al Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. El objetivo principal fue determinar la repercusión que han tenido sobre el crecimiento los cambios de uso del terreno ocurridos en el último siglo en la isla. También se estudió la influencia de algunas variables climáticas (temperatura media mensual y precipitación mensual) sobre las variaciones de alta frecuencia del crecimiento radial. Los resultados indican que las cronologías derivadas de todas las especies estudiadas reflejan la sucesión de acontecimientos acaecidos en la isla en el s. XX, con un gradual establecimiento del arbolado a lo largo de la primera mitad del siglo, un progresivo cierre del dosel y la reciente apertura de huecos en el mismo debido a perturbaciones. Las correlaciones obtenidas entre los parámetros climáticos y las variaciones interanuales del crecimiento manifiestan la mayor tolerancia de las especies *Q. pyrenaica* y *P. pinea* a la escasez de agua en los meses de primavera y verano.

Palabras clave: dendroecología, patrones de crecimiento, perturbaciones, respuesta climática.

Abstract

Radial growth of the main tree species in the Cortegada island (Parque Nacional de las Islas Atlánticas) as a consequence of history and climate

Radial growth patterns of *Quercus robur* L., *Quercus pyrenaica* Willd., *Pinus pinaster* Ait., *Pinus pinea* L. y *Laurus nobilis* L., the dominant tree species in the Cortegada island, Parque Nacional de la Islas Atlánticas de Galicia, were studied. The main objective was to determine the repercussion that land-use changes that occurred during the last century in the island, had on tree growth. The influence of the climatic variables mean monthly temperature and monthly precipitation on high frequency radial growth variation was also studied. The results show that the chronologies derived from all studied species reflect the succession of events that happened in the island in the XX century, with a gradual tree establishment along the first half of the century, a progressive canopy closure and the recent apparition of canopy gaps due to disturbances. The correlations between the climatic parameters and the year-to-year growth variations also reveal a higher tolerance of *Q. pyrenaica* and *P. pinea* to water shortage in spring and summer.

Key words: dendroecology, growth patterns, disturbances, climatic response.

Introducción

Los anillos de crecimiento de los árboles contienen información acerca del conjunto de factores ambientales que influyen sobre la dinámica y evolución de los bosques (Fritts, 1976). La tasa de crecimiento anual se considera resultante de una combinación de la tenden-

cia relacionada con el aumento del tamaño y la edad, el clima y perturbaciones a escala regional, así como perturbaciones a escala espacial reducida y variabilidad interanual propia de cada individuo (Cook, 1990). La aplicación de diferentes técnicas estadísticas permite resaltar la información relacionada con unos u otros factores. Así, en el campo de la dendroecología, se han desarrollado metodologías para detectar pulsos en las tasas de crecimiento que permiten localizar perturbaciones locales que han influido en el desarrollo de

* Autor para la correspondencia: slamas.cifal@siam-cma.org
Recibido: 12-09-06; Aceptado: 04-12-06.

la masa, como la apertura de claros en el dosel por la caída de árboles o actividades antrópicas (Lorimer y Frelich, 1989). Las perturbaciones puntuales o ciertas condiciones ambientales que favorecen o limitan el crecimiento se detectan en las series de crecimiento como anillos extremadamente estrechos o anchos. Estos anillos se definen como años característicos y son utilizados como indicadores ecológicos (Schweingruber *et al.*, 1990). El empleo de estas técnicas ha permitido establecer la relación entre los cambios a lo largo del tiempo de los usos del territorio, las fluctuaciones climáticas y la dinámica de masas forestales (Lorimer y Frelich, 1989; Cherubini *et al.*, 1996; Rozas, 2001, 2003; Vila *et al.*, 2001; Motta y Garbarino, 2003).

En este trabajo se ha realizado un estudio dendroecológico de las especies arbóreas que cubren la mayor parte de la Isla de Cortegada, perteneciente al Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia: *Quercus robur*, *Q. pyrenaica*, *Pinus pinaster*, *P. pinea* y *Laurus nobilis*. Cortegada estuvo habitada hasta principios del s. XX y la mayor parte de su extensión estaba destinada a usos agrícolas y agropecuarios (Pazos, 2002). La distribución en la isla de cada una de las especies arbóreas está determinada por el uso previo del terreno y por la ubicación de los individuos a partir de los que se produjo la expansión de las masas forestales.

El objetivo principal de este trabajo es establecer la relación entre el crecimiento de las diferentes especies y la historia de la isla, comparando las tendencias del crecimiento de las cinco especies y la evolución de las distintas masas en el tiempo. Además se estudian los efectos de la variabilidad climática interanual sobre la variación de alta frecuencia del crecimiento radial. Este tipo de estudios tienen un gran valor predictivo y aplicado para la gestión y conservación de los bosques, pues permiten establecer la relación entre la productividad de una masa forestal y diferentes modelos de gestión (Timbal, 2002), así como inferir la evolución natural de un bosque tras perturbaciones locales de origen antrópico o natural (Rozas, 2005; Fonti *et al.*, 2006; McEwan *et al.*, 2006).

Material y Métodos

Área de estudio

La isla de Cortegada, incluida en el Parque Nacional de las Illas Atlánticas de Galicia (BOE, 2002), se encuentra en la parte más interna de la ría de Arousa

junto a la localidad de Carril (Fig. 1), perteneciente al municipio de Vilagarcía de Arousa, Pontevedra. La extensión total de la isla es de 54 ha, con un perímetro de unos 3.200 m y una cota máxima de 22 m s.n.m. Los datos de temperatura y precipitación utilizados corresponden a la estación meteorológica de Lourizán situada en la vecina ría de Pontevedra (Fig. 1). Se seleccionaron los datos de esta estación por encontrarse próxima a la zona de muestreo y presentar un registro continuo desde 1955. La climatología de la ría de Arousa es de tipo oceánico húmedo con tendencia a la aridez estival. La temperatura media anual es de 14,2°C y la precipitación media anual es de 1.739 mm. Los valores de verano (meses de junio, julio y agosto) son de 19,2°C para la temperatura media y 47,6 mm para la precipitación media, indicativos de la tendencia a la sequía estival en la zona.

Los patrones de establecimiento y dinámica de la vegetación de la isla están vinculados a la historia de la presencia del hombre en la misma y a sus actividades. Se tiene constancia de que a principios del s. XX vivían en Cortegada 17 habitantes, que desarrollaban en los terrenos insulares actividades agropecuarias, correspondiendo un 67% del terreno a labradío, un 22% a pinar y un 4% a robledal, según datos de 1907. El resto de la extensión correspondía a terrenos incultos (camino y arenales) y a la zona ocupada por las edificaciones (Pazos, 2002). La isla estaba dividida en numerosas parcelas de propiedad privada, pero a principios de siglo se inició un proceso por el que una sociedad, con participación de los ayuntamientos de Vilagarcía y Carril, compró todos los terrenos con el objeto de ceder finalmente la titularidad de Cortegada como regalo al rey Alfonso XIII. Este cambio de titularidad de la isla tuvo lugar en 1907, y supuso que los habitantes de la isla abandonasen ésta, cesando de este modo la mayoría de los usos tradicionales del terreno. En 1930 se realizó una limpieza para acondicionar caminos y accesos, pero desde entonces no se ha vuelto a producir ninguna intervención conocida que pudiese alterar el desarrollo espontáneo y natural de la vegetación, excepto la presencia remanente de un reducido número de ejemplares de ganado caprino.

En la actualidad Cortegada presenta la mayor parte de su superficie bajo cubierta arbolada, siendo la masa de coníferas la zona boscosa más extensa. *Quercus robur* y *Q. pyrenaica* se encuentran formando una masa mixta en el norte-noroeste de la isla, en la que predominan los ejemplares de *Q. robur* y en la que también se encuentran intercalados escasos individuos de otras especies.

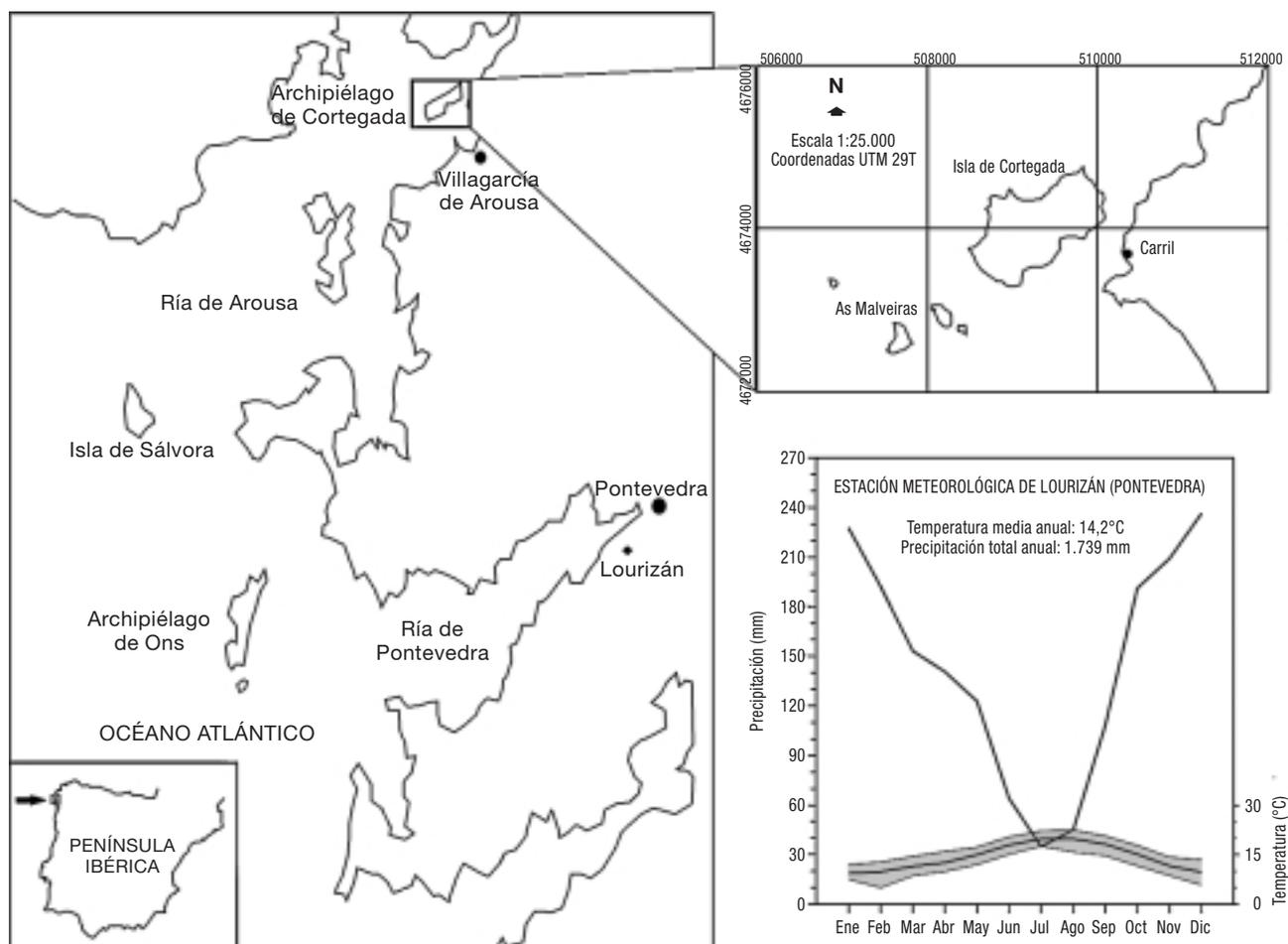


Figura 1. Mapa de situación de la isla de Cortegada, Parque Nacional de las Islas Atlánticas, en la ría de Arousa, Galicia (NW de España). Se muestra el diagrama climático de la estación meteorológica de Lourizán para el periodo 1955-2000.

Q. robur se encuentra ampliamente distribuido por todo el litoral gallego, no así *Q. pyrenaica*, cuya distribución es más propia de zonas interiores, aunque su área de distribución incluye el litoral atlántico y cantábrico peninsular (Costa *et al.*, 2005); su presencia en esta isla y en el conjunto del archipiélago de Cortegada, resulta de especial interés para la conservación (DOG, 2002). *Pinus pinaster* forma tres masas prácticamente monoespecíficas, claramente delimitadas, en las áreas norte, central y sur de la isla, probablemente procedentes de antiguas plantaciones. Los ejemplares de *P. pinea* no son muy numerosos, y se encuentran distribuidos de forma dispersa por la zona oriental y sudoriental. Esta especie se encuentra fuera de su área de distribución natural y su presencia en la isla, así como en otros puntos del litoral atlántico gallego, se debe a la plantación por el hombre. La formación boscosa de *Laurus nobilis* constituye una de las peculiaridades de mayor interés conservacionista

de esta isla, tanto por su extensión como por sus características: bosque cerrado y continuo sobre unas 5 ha, prácticamente monoespecífico, desarrollado de forma natural, al establecerse espontáneamente a partir de los laureles que habían sido utilizados previamente como setos de separación entre parcelas.

Muestreo y trabajo de laboratorio

La toma de muestras se realizó desde abril de 2005 a abril de 2006. Se extrajeron usualmente 2 testigos de cada individuo con barrena Pressler, salvo en el caso de *L. nobilis* en que se extrajo un único testigo por individuo, a una altura aproximada de 1,30 m sobre el suelo. Para el muestreo se seleccionaron los individuos de mayor tamaño, presumiblemente los de más edad, para obtener un registro del mayor período temporal

posible. Los testigos fueron secados al aire y posteriormente se fijaron a un soporte de madera. Se pulió su superficie con lijas de grano sucesivamente más fino hasta obtener un acabado que permita distinguir nítidamente las características anatómicas del xilema y los límites de los anillos de crecimiento anual, en sección transversal. Se realizó una datación preliminar de cada testigo según la metodología estándar (Stokes y Smiley, 1968). Se midió la anchura total de los anillos bajo lupa binocular, utilizando un equipo Velmex de medición de incrementos, con una precisión de 0,001 mm. La validación de la datación de las series temporales se realizó mediante datación cruzada utilizando el programa COFECHA (Holmes, 1983).

Estimación de edades

La edad fue estimada como el número de anillos presentes en las muestras. A cada individuo se le asignó la edad obtenida del testigo que presentaba el mayor número de anillos. En aquellos testigos en que no se observó la médula, pero sí mostraron arcos completos de los anillos más internos, se realizó una estimación mediante un método gráfico que asume la convergencia de los radios del xilema en la médula (Bosch y Gutiérrez, 1999), mediante la extrapolación de la tasa media de crecimiento de los cinco anillos más internos disponibles en los testigos.

Cálculo de las cronologías

La estandarización de las series de crecimiento de cada especie se realizó con el programa ARSTAN (Cook y Holmes, 1996) aplicando un procedimiento que conserva la mayor información posible contenida en las muestras y que resalta los períodos de desviación respecto a la media (Kitzberger *et al.*, 1995). Se dividió cada serie de anchuras de anillos por su tasa media de crecimiento y la cronología fue calculada como la media aritmética de las series estandarizadas, obteniendo la tendencia de crecimiento de cada especie.

Análisis dendroecológico

Para detectar distintos patrones de crecimiento radial en cada una de las especies, se realizó un análisis de cluster jerárquico sobre la matriz de correlaciones

de cada serie con todas las demás series, mediante el programa SPSS v.13.0. Se utilizaron los valores de correlación de Pearson como método para la formación de grupos de series. El criterio seguido para detener el proceso de formación de grupos se estableció en un valor de correlación entre las series de $r \geq 0,2$, que evitase la formación de un número excesivo de grupos compuestos por pocas series. Las series estandarizadas contenidas en cada uno de los grandes grupos obtenidos fueron promediadas para calcular el patrón general de cada tipo.

Los períodos de liberación y supresión en las series de crecimiento radial se definieron como los crecimientos anuales superiores al doble de la tasa media de crecimiento de cada serie, o inferiores a la mitad de dicho valor, respectivamente. Se aplicó el filtro de porcentaje del cambio en el crecimiento (PCC) (Nowacki y Abrams, 1997) para resaltar liberaciones abruptas en las series de crecimiento que se corresponden con perturbaciones locales. Este procedimiento establece la relación entre la mediana de un período de 10 años y la mediana de la década anterior. Se consideró la mediana en vez de la media para el cálculo del PCC, ya que la mediana no requiere una distribución normal de los datos, la cual es raramente observada en series dendrocronológicas (Rubino y McCarthy, 2004). Una liberación abrupta fue definida como un aumento en al menos el 100% del crecimiento cuando fueron comparadas las medianas en períodos consecutivos de 10 años.

Con el programa informático Weiser (García-González, 2001) se identificaron los años característicos como aquellos en que al menos el 50% de las series de crecimiento de una especie presentan la misma tendencia respecto al año anterior (Schweingruber *et al.*, 1990).

Datos climáticos

Se emplearon las series de temperatura media mensual (°C) y precipitación total mensual (mm), procedentes de la estación meteorológica de Lourizán (Pontevedra), con un registro continuo del período 1955-2000. Mediante el programa RESPO (Dendrochronology Program Library, University of Arizona), se estableció la correlación entre el porcentaje de testigos con igual variación interanual del crecimiento, ascendente o descendente respecto del año previo, según las salidas obtenidas con el programa Weiser, y los parámetros climáticos de temperatura media mensual y precipitación total mensual.

Resultados

De las cinco especies estudiadas, *Q. robur* y *P. pinea* presentaron las cronologías de mayor extensión, de 132 años cada una, y tasas medias de crecimiento muy similares. Los individuos de *P. pinaster* fueron los más jóvenes (Tabla 1) y mostraron el mayor crecimiento medio anual, frente a las bajas tasas de crecimiento de *Q. pyrenaica* y *L. nobilis*. Destaca la elevada tasa media de crecimiento radial de *Q. robur* comparada con la de *Q. pyrenaica*, habiendo sido muestreados individuos de edades similares.

Mediante el análisis de cluster jerárquico se agruparon las series de crecimiento estandarizadas que presentan una tendencia común. Los grupos compuestos por menos del 5% del total de las series fueron descartados por entenderse que no eran representativos de ningún patrón significativo dentro de la masa arbolada. De este modo se obtuvieron dos grupos de cada especie con tendencias de crecimiento diferenciadas (Fig. 2). En los casos de *Q. robur*, *Q. pyrenaica*, *P. pinaster* y *P. pinea* la mayoría de las series de crecimiento presentaron el mismo patrón, formando un gran grupo homogéneo (G1) (Tabla 1). La tendencia del grupo minoritario (G2) fue similar a la del principal, como indicaron los coeficientes de correlación. Las diferencias radican en episodios de supresión y liberación más o menos acusados en uno de los grupos (Fig. 2), pero el patrón general de crecimiento en las cuatro especies, y en ambos grupos de cada una, fue similar, observándose un paulatino descenso en las tasas medias de crecimiento. En el caso de *L. nobilis*, cada uno de los grupos resultó estar compuesto por un número

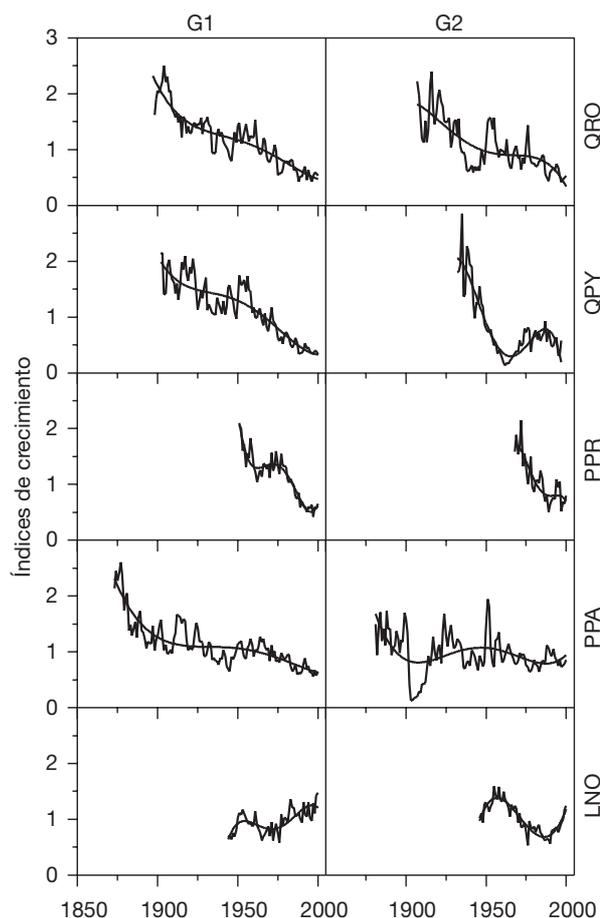


Figura 2. Cronologías medias de los grupos obtenidos mediante análisis de cluster jerárquico a partir de las correlaciones entre las series individuales. La curva de ajuste indica la tendencia del crecimiento. G1: grupo mayoritario. G2: grupo minoritario. QRO: *Quercus robur*. QPY: *Quercus pyrenaica*. PPR: *Pinus pinaster*. PPA: *Pinus pinea*. LNO: *Laurus nobilis*.

Tabla 1. Estadísticos descriptivos de las cronologías medias de cada especie

	QRO			QPY			PPR			PPA			LNO		
	Total	G1	G2	Total	G1	G2	Total	G1	G2	Total	G1	G2	Total	G1	G2
Amplitud (años)	132	110	100	103	103	65	54	54	37	132	132	132	62	59	62
N.º de testigos	70	56	11	49	41	5	58	52	4	63	56	5	80	39	38
N.º de árboles	32	22	8	23	16	4	26	21	3	25	20	4	79	38	38
%		78	16		90	10		93	7		92	8		49	48
Media (mm)	3,39	3,60	2,32	1,74	1,75	1,66	5,13	5,13	5,17	3,52	3,01	3,17	1,68	1,84	1,55
SD	2,27	2,38	1,72	1,32	1,30	1,46	2,60	2,60	2,64	1,93	1,65	1,40	0,87	0,95	0,82
<i>r</i>		0,81***			0,48***			0,40**			0,58***			-0,05	

Total: cronología total. G1 y G2: cronologías elaboradas a partir de los grupos de series obtenidos mediante análisis de cluster jerárquico. %: porcentaje de testigos respecto al total para cada grupo. SD: desviación típica. *r*: correlación de Pearson entre las cronologías G1 y G2 (** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Abreviaturas como en la Fig. 2.

similar de series de crecimiento, con tendencias claramente diferenciadas. Cada grupo corresponde a una dinámica distinta: G1 presentó tasas de crecimiento iniciales menores que G2, seguidas de un ligero episodio de supresión y una fase de crecimiento ascendente desde 1965 a 1995 aproximadamente. Finalmente muestra una tendencia estacionaria o en ligero descenso en la última década. El grupo G2 presentó un patrón con tasas de crecimiento mayores entre 1950 y 1960, seguidas de un descenso muy acusado hasta aproximadamente 1975 y un marcado incremento desde mediados de la década de 1980 hasta la actualidad.

Las cronologías medias de *Q. robur*, *Q. pyrenaica*, *P. pinaster* y *P. pinea* mostraron una correlación significativa entre sí (Tabla 2) y se observaron patrones de variación en las tasas de crecimiento similares (Fig. 2), particularmente en el caso de los grupos mayoritarios (G1) de *Q. robur*, *Q. pyrenaica* y *P. pinea*. La dinámica de la masa de *L. nobilis* resultó diferente a la del resto de especies estudiadas, como indican las menores correlaciones con las cronologías de las otras especies, que no alcanzan el nivel de significación del 0,05 con *P. pinaster* y *P. pinea*. El conjunto de individuos de *L. nobilis* muestreados presentaron un crecimiento sostenido o en aumento en la actualidad, tendencia contraria al descenso observado en los demás árboles.

La mayor parte de los especímenes de *Q. robur*, *Q. pyrenaica* y *P. pinea* muestreados pertenecieron a clases de edad de entre 90 y 130 años. Entre 1940 y 1960 se observa el establecimiento de nuevos ejemplares de estas especies, y fue en esta época en la que se establecieron los individuos más antiguos de *L. nobilis* y de *P. pinaster* (Fig. 3). Coincidiendo con estos períodos se registraron fases de crecimiento liberado (Fig. 3), y entre el 2 y el 20% de las series de crecimiento, según la especie, presentaron liberaciones bruscas (PCC > 100%) (Fig. 4). El mayor número de liberaciones se registró entre 1900 y 1915. Las tasas

Tabla 2. Coeficientes de correlación de Pearson entre las cronologías medias de cada especie

	QRO	QPY	PPR	PPA	LNO
QPY	0,89***				
PPR	0,76***	0,82***			
PPA	0,74***	0,76***	0,79***		
LNO	0,49***	0,43**	0,21	0,20	

** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Se analiza el período común 1950-2000 (N = 50). Abreviaturas como en la Fig. 2.

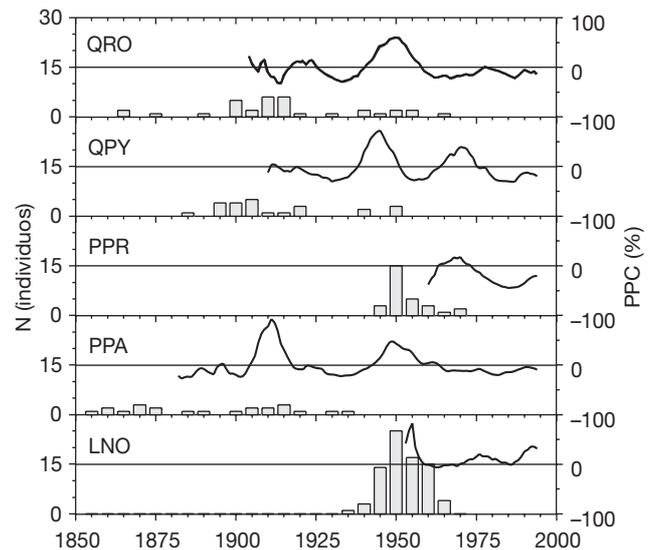


Figura 3. Distribución de las edades estimadas, en número de individuos por especie (barras), y porcentaje medio de cambio del crecimiento (PCC, línea continua) de cada especie. Abreviaturas como en la Fig. 2.

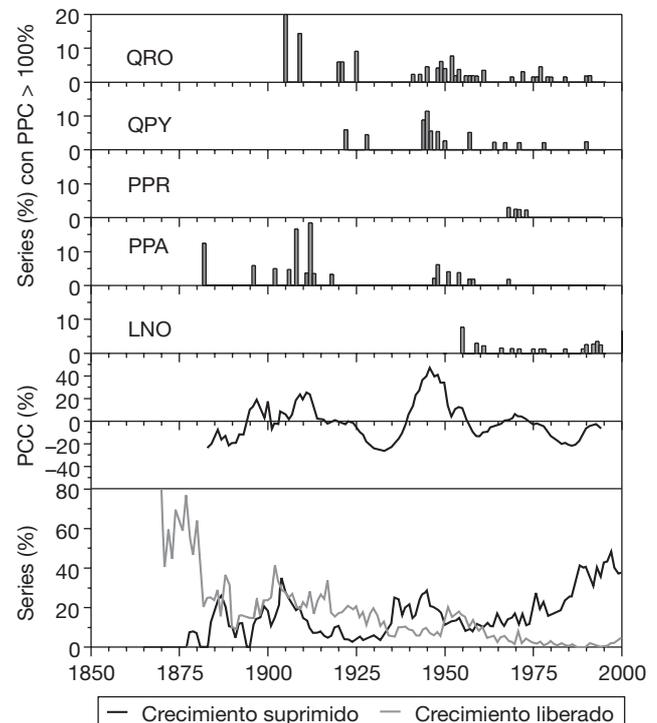


Figura 4. Variaciones del crecimiento a lo largo del tiempo. Superior: liberaciones del crecimiento (PCC > 100%) registradas para cada una de las especies estudiadas. Centro: promedio del PCC de las cinco especies. Inferior: porcentaje de series de las cinco especies con crecimiento anual superior al doble de la tasa media de crecimiento individual (crecimiento liberado) o inferior a la mitad de la tasa media (crecimiento suprimido). Abreviaturas como en la Fig. 2.

Tabla 3. Tasa media de crecimiento (mm, \pm ET) para periodos consecutivos de 25 años. Se muestran los estadísticos del análisis mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, o la de Mann-Whitney aplicada a los casos en que se comparan sólo dos periodos

	1875-1899	1900-1924	1925-1949	1950-1974	1975-2000	H o U	g.l.	p
QRO	2,98 \pm 0,24 ^a	4,06 \pm 0,23 ^b	4,01 \pm 0,21 ^b	3,68 \pm 0,12 ^{a,b}	2,11 \pm 0,08 ^a	62,59	4	<0,001
QPY		2,98 \pm 0,09 ^a	2,19 \pm 0,06 ^b	1,89 \pm 0,09 ^b	0,93 \pm 0,04 ^c	89,43	3	<0,001
PPR				6,51 \pm 0,20	4,57 \pm 0,32	129,00	1	<0,001
PPA	3,60 \pm 0,21 ^a	3,15 \pm 0,12 ^{a,b}	2,60 \pm 0,08 ^{b,c}	3,20 \pm 0,08 ^{a,b}	2,37 \pm 0,07 ^c	67,61	4	<0,001
LNO				1,75 \pm 0,04	1,63 \pm 0,05	213,00	1	0,035
SUPR (%)	9	13	14	12	31			
LIBE (%)	31	24	11	9	1			

H o U: estadístico. g.l.: grados de libertad. p: nivel de significación. Valores seguidos por la misma letra, dentro de una línea, indican diferencias no significativas (prueba de Scheffé, $p < 0,05$). Para cada período se muestra el porcentaje medio de testigos con crecimiento inferior a la mitad de la tasa media de crecimiento (SUPR) y superior al doble de la tasa media (LIBE). Abreviaturas como en Fig. 2.

medias de crecimiento fueron comparadas en períodos consecutivos de 25 años (Tabla 3), observándose un descenso significativo en la tasa anual de crecimiento en los últimos 25 años, e incluso en los últimos 50 en el caso de *Q. robur* y *Q. pyrenaica*. El conjunto de la masa forestal estudiada en la isla presentó un evidente incremento en el número de años con crecimiento suprimido desde 1970 (Tabla 3, Fig. 4).

Las coincidencias en la variación interanual de la tendencia del crecimiento en los individuos de cada especie reflejan la respuesta común que presentan a un factor ambiental determinado. La frecuencia de años en los que más del 70% de las series de crecimiento radial presentaron una tendencia coincidente, ascendente o descendente, ha sido variable según la especie. En *P. pinea* y *Q. pyrenaica* alcanzó el 38% de los años y en *P. pinaster* el 35%, mientras que en *L. nobilis* esta coincidencia se observó en el 18% de los años y en *Q. robur* no superó el 9% (Fig. 5). Dentro del período de crecimiento en común para todas las especies estudiadas, los años 1957, 1965, 1984, 1987, 1993 y 1995 fueron años característicos de tendencia descendente en las cinco especies. En los años 1971 y 1994 se produjo la misma coincidencia sobre una tendencia ascendente.

El clima es uno de los factores determinantes del crecimiento anual de la vegetación, por lo que se calculó la correlación entre la temperatura media mensual y la precipitación mensual y la frecuencia de la tendencia de crecimiento interanual común para cada una de las especies. El efecto de la temperatura fue variable, según la especie, y las correlaciones significativas fueron escasas (Tabla 4). Destaca el efecto negativo de las elevadas temperaturas del mes de agosto del

año anterior así como de enero y de agosto del año en curso sobre el crecimiento de *Q. pyrenaica*, como indicó la reducción en la frecuencia de series con una tendencia ascendente, o bien el incremento de la frecuencia de aquéllas con tendencia descendente. De igual modo actuó la temperatura de julio del año en curso sobre el crecimiento de *Q. robur*, mientras que la temperatura de noviembre del año anterior ejerció un efecto positivo. Los resultados indicaron que la precipitación de los meses de primavera y verano del año en curso fue el factor que presentó una mayor influencia en la respuesta descendente del crecimiento de cada especie, particularmente de *L. nobilis* y *P. pinaster*. La abundancia de precipitaciones en abril y julio supusieron un incremento en la frecuencia de series de *Q. robur* con una tendencia ascendente en el crecimiento.

Discusión

Las cronologías del crecimiento radial obtenidas en este estudio reflejaron la influencia de las actividades antrópicas sobre el desarrollo de la vegetación en la isla de Cortegada, así como la evolución natural de la vegetación en la zona tras la modificación de dichas actividades que tuvo lugar a principios del siglo XX. La interpretación de los resultados de clases de edad obtenidos se ve limitada por el tipo de muestreo, que probablemente no ha incluido la totalidad de los individuos más antiguos, y por el método de estimación de edades que, en el caso de testigos sin médula, ha podido suponer una infravaloración de la edad de algunos individuos. Otra limitación inherente a los mé-

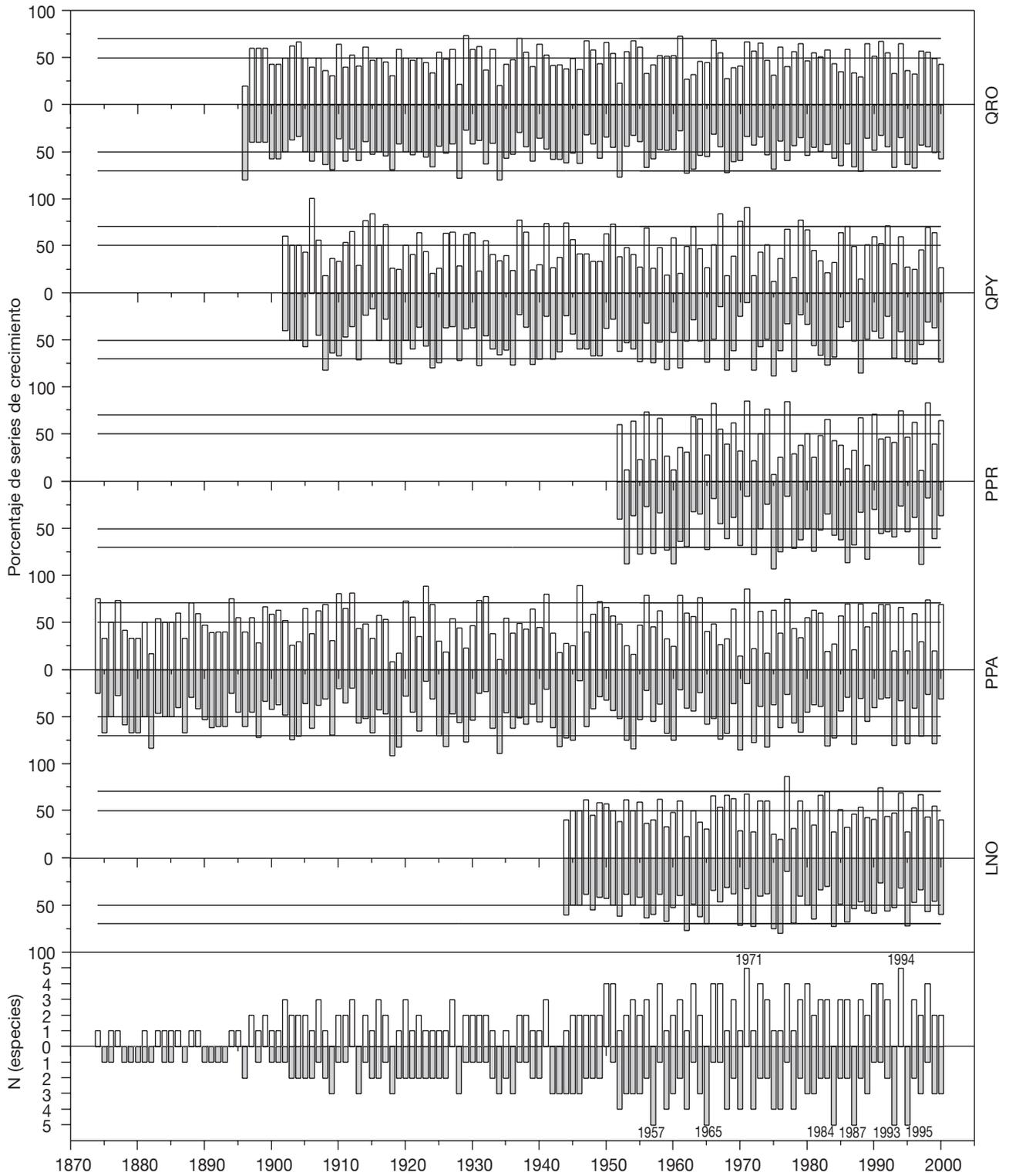


Figura 5. Porcentaje de series de cada especie que presentan la misma tendencia de crecimiento ascendente (barras claras) o descendente (barras oscuras) respecto al año anterior. Las líneas horizontales indican los límites del 50% (trazo fino) y 70% (trazo grueso) utilizados como criterio para definir los años característicos. Gráfico inferior: número de especies que presentan más del 50% de las series con la misma tendencia. Se indican los años en que coincide la misma tendencia para las cinco especies. Abreviaturas como en la Fig. 2.

Tabla 4. Resultados de la correlación entre los valores de temperatura media mensual (T) y precipitación mensual (P), y el porcentaje anual de testigos con la misma tendencia del crecimiento, ascendente o descendente, para el período 1955-2000

			Tendencia ascendente					Tendencia descendente				
			QRO	QPY	PPR	PPA	LNO	QRO	QPY	PPR	PPA	LNO
T	t-1	Jun										
		Ago		-0,35								-0,30
		Oct			-0,39							
	t	Nov	0,28									
		Ene		-0,28								
		Abr					0,34					
P	t-1	Jul					0,28					
		Ago				0,34		0,32				
		Jun			0,55							0,32
		Ago							0,31			
		Sep									0,32	
		Oct									-0,31	-0,31
	t	Nov				-0,30				-0,27		
		Mar						0,47				0,30
		Abr	0,40							-0,33		
		May										-0,33
		Jun								-0,32		-0,37
		Jul	0,32							-0,36	-0,27	-0,32
				0,38							-0,32	

t-1: año anterior al de crecimiento. t: año en curso. Se muestran sólo las correlaciones significativas ($p < 0,05$). Abreviaturas como en la Fig. 2.

todos empleados y que debe ser tenida en cuenta en la interpretación de los resultados obtenidos, es el retardo que se produce habitualmente entre la aparición de liberaciones de espacio en el dosel y las respuestas del crecimiento. Este retardo varía en cada especie e individuo y puede representar un período incluso superior a 10 años (Rentch *et al.*, 2002).

Las cronologías más largas informaron sobre el crecimiento del arbolado a lo largo del s. XX e indicaron patrones comunes de variación en el crecimiento a principios de siglo que estuvieron relacionados con la reducción de las actividades antrópicas en la isla. La distribución espacial de las distintas especies estudiadas indicó que el dosel ha evolucionado a partir de individuos, aislados o en pequeñas masas monoespecíficas, localizados en las zonas en que el hombre los había plantado o mantenido para usos tradicionales. La datación de los individuos más antiguos de *Q. robur* y *P. pinea* indicó que se establecieron durante la segunda mitad del s. XIX, época en que la isla estaba habitada. Desde 1900 a 1920 se establecen nuevos individuos de estas especies y de *Q. pyrenaica*. En los patrones de crecimiento se observaron fuertes libera-

ciones durante estos años, y se detectó un elevado porcentaje de series con crecimiento liberado que coincidió con la salida de los habitantes de la isla. Las liberaciones del crecimiento seguidas de fases de supresión se interpretan como etapas de reclutamiento o desarrollo del arbolado y un progresivo aumento de la competencia en el dosel, respectivamente (p.ej., Abrams *et al.*, 1997; Soucy *et al.*, 2005). Dichas variaciones en el crecimiento medio de los árboles fueron interpretadas en este estudio como el reflejo de la expansión de la masa forestal sobre terrenos adyacentes anteriormente dedicados a cultivo, con un notable efecto de las elevadas tasas de crecimiento de los árboles más jóvenes.

Desde que Cortegada quedó deshabitada la vegetación creció y se expandió de forma natural, no controlada por el hombre, pues no se apreciaron las variaciones que desmoches o talas podrían haber inducido en las cronologías. Tras una fase de expansión de unos 25 años, desde 1910 a 1935, se observó un paulatino incremento en las series con crecimiento suprimido, reflejo del progresivo cierre del dosel y el aumento de la competencia (Rozas, 2005; Fonti *et*

al., 2006). En poblaciones coetáneas, la disminución del crecimiento tiene lugar en la fase inicial de la vida de los individuos, ya que el cierre del dosel se produce sobre árboles con grandes tasas de crecimiento que previamente han crecido en espacios abiertos (Copenheaver y Abrams, 2003).

Los individuos de *P. pinaster* y *L. nobilis* más antiguos muestreados se establecieron en la década de 1940, bien como consecuencia de una plantación, probable en el caso de *P. pinaster*, bien a partir de plántulas y por rebrotes basales de las cepas antiguas que permanecieron en los setos de separación entre parcelas, en el caso de *L. nobilis*. Desde este momento se detectaron oscilaciones sincrónicas en las tasas medias de crecimiento de un elevado porcentaje de individuos de las cinco especies estudiadas. La causa más probable ha sido el impacto que fenómenos naturales, como los temporales de viento, tuvieron sobre la estructura y dinámica del bosque. Así, en febrero de 1941 una borrasca profunda trajo vientos huracanados a la costa gallega, causando importantes daños en Galicia y en la cornisa Cantábrica (Viñas, 2001). Sin duda, este suceso causó la apertura de importantes claros nuevamente en el dosel forestal de Cortegada, lo que se vio reflejado en la liberación del crecimiento de los individuos existentes y en las elevadas tasas de crecimiento inicial en individuos recientemente establecidos. Destaca la elevada tasa de crecimiento inicial de *P. pinaster*, comparada con las tasas obtenidas en individuos coetáneos de *L. nobilis*. Esta notable diferencia podría estar relacionada con el origen en espacios abiertos (*P. pinaster*) o en densas formaciones de brinzales de origen sexual y vegetativo (*L. nobilis*): la densidad inicial de fustes implica una diferente intensidad de la competencia que determina la tasa de crecimiento.

Las liberaciones del crecimiento registradas en *Q. robur*, *Q. pyrenaica* y *P. pinea* en los años inmediatamente posteriores a este acontecimiento, indicaron que los ejemplares que resistieron el temporal vieron favorecido su crecimiento con la apertura de claros en su entorno. El incremento de las tasas de crecimiento de los individuos de *Q. pyrenaica* así como la duración, de unos 10 años, de la fase de crecimiento liberado tras la perturbación, resulta similar al efecto que técnicas de manejo, como los clareos, tienen sobre masas boscosas densas de esta especie (Corcuera et al., 2006). Los individuos de *Q. robur* manifiestan el efecto positivo de esta perturbación sobre el crecimiento durante más tiempo tras el temporal. Las tasas medias de crecimiento obtenidas son equivalentes a

las de masas boscosas de esta especie, coetáneas y en zonas de clima similar, sometidas a clareos regulares (Haneca et al., 2005), y de otras especies de *Quercus* tras alcanzar el nivel superior del dosel forestal en bosques naturales (Rentch et al., 2003). Los individuos de *Q. pyrenaica* son, característicamente, de menor tamaño que los de *Q. robur* (Costa et al., 2005), por lo que ocupan estratos inferiores en el dosel y se ven sometidos a una mayor competencia por la luz en una masa mixta. La diferencia en la respuesta de ambas especies tras el temporal de viento, indica que *Q. pyrenaica* manifiesta inmediatamente y con mayor intensidad los beneficios, en términos competitivos, que le reporta una perturbación por la apertura de claros. Mientras, *Q. robur* demuestra ser una especie competitiva (Valladares et al., 2002), presentando una mayor eficiencia a medio plazo, hasta situaciones de iluminación intermedias en que el dosel se cierra.

Otro evento de esta naturaleza, reciente y conocido, ha sido el ciclón Hortensia en octubre de 1984. Su efecto se aprecia notablemente en las liberaciones de crecimiento recogidas en las muestras de *L. nobilis* en los años posteriores, aunque no tan claramente en las demás especies. Probablemente esto sea debido a la gran densidad del bosque de laurel, en que la caída de un fuste provoca la caída en cadena de numerosos individuos vecinos, observándose un mayor impacto sobre el conjunto de la masa. Esta especie ha presentado una dinámica propia dentro de la isla, formando una masa casi pura, espacialmente segregada del resto de especies forestales, debido a su origen tanto por semillas como por rebrotes basales, a partir de individuos más antiguos de los setos vivos que delimitaban las fincas. Las dos grandes tendencias de crecimiento obtenidas reflejan la dinámica de esta especie en la isla. Por un lado, los individuos de las áreas más cerradas, con una elevada competencia intraespecífica, componen el grupo en el que la tendencia de crecimiento está estabilizada o en ligero descenso. Por otro, se encuentra la tendencia definida por árboles favorecidos por la caída de competidores vecinos que, al haber alcanzado tamaños considerables, comenzaron a ser arrancados por el viento. Este grupo de individuos compone una cronología con tendencia del crecimiento ascendente, determinada en gran medida por las liberaciones del crecimiento registradas en la década de 1990.

A parte de los fenómenos de perturbación ya señalados que tuvieron un marcado efecto sobre las tendencias generales del crecimiento de las diferentes especies, las variables climáticas temperatura media

mensual y precipitación mensual demostraron estar relacionadas con la variación de alta frecuencia del crecimiento, particularmente con las variaciones interanuales decrecientes. Las correlaciones obtenidas entre la precipitación de los meses de noviembre del año previo y marzo del año de crecimiento, y las tendencias de crecimiento de *P. pinea*, *Q. robur* y *L. nobilis*, indicaron el efecto negativo de dichas variables sobre el crecimiento de estas especies, aunque no se ha encontrado en la bibliografía alguna posible explicación a esta respuesta. Los demás resultados son más concordantes con lo esperado. La sensibilidad de las especies propias de los bosques templados a la sequía durante la estación de crecimiento se ha observado en diversas ocasiones (Tardif y Conciatori, 2006; Lebourgeois *et al.*, 2004; Rozas, 2004; Schweingruber y Nogler, 2003). La relación significativa encontrada en *Q. robur*, *P. pinaster* y *L. nobilis* entre los años característicos negativos y situaciones de escasez de precipitación durante dicho período, con coeficientes de correlación equivalentes e incluso superiores a las correlaciones medias encontradas en cronologías de bosques caducifolios en zonas de clima continental (Ruffner y Abrams, 1998), refleja una mayor sensibilidad de estas especies a la sequía estival. La disponibilidad en abundancia de agua no fuerza liberaciones o incrementos significativos, sino que este tipo de cambio en las tasas de crecimiento está asociado a la apertura de claros en el dosel. Por tanto, la disponibilidad de luz, más que la disponibilidad hídrica, se presenta como el recurso determinante de las fases de crecimiento liberado.

Conclusiones

Las cronologías de crecimiento radial de las cinco especies estudiadas reflejan la sucesión de acontecimientos históricos acaecidos en la isla a lo largo del s. XX. *Q. robur*, *Q. pyrenaica*, *P. pinaster* y *P. pinea* muestran una tendencia general común, propia de bosques en los que el incremento en la edad de los individuos y el aumento de la competencia debido a un gradual cierre del dosel implican tasas de crecimiento en descenso progresivo. *L. nobilis* sigue una pauta propia debido a las características de la masa monoespecífica, muy densa y espacialmente segregada del resto de las especies, y a la influencia que la reproducción vegetativa por rebrote basal tuvo sobre la estructura del bosque. En la masa de *L. nobilis* se registran dos tendencias predominantes: una similar a la de las demás

especies con un crecimiento sostenido o en ligero descenso, y la otra opuesta, que refleja el crecimiento de árboles favorecidos por la apertura de claros en el dosel. El clima es responsable de un elevado porcentaje de la variabilidad interanual del crecimiento, particularmente en situaciones que causan estrés hídrico, como son las bajas precipitaciones y la elevada temperatura durante la estación de crecimiento. *Q. robur*, *P. pinaster* y *L. nobilis* son las especies que presentan una mayor sensibilidad a la sequía de primavera-verano mientras que *Q. pyrenaica* y *P. pinea* ofrecen una mayor resistencia a estas condiciones de estrés hídrico.

Agradecimientos

Ignacio García, Luis Sampedro y Stephan Viehmann participaron en la realización de los muestreos. Las sugerencias y comentarios de dos revisores anónimos contribuyeron a mejorar el artículo. Esta investigación fue financiada por la Xunta de Galicia (PGIDT04RFO502004PR). S. Lamas desarrolló el presente artículo gracias a una beca predoctoral de la Xunta de Galicia y V. Rozas gracias a un contrato posdoctoral INIA-Xunta de Galicia.

Referencias bibliográficas

- ABRAMS M.D., ORWIG D.A., DOCKRY M.J., 1997. Dendroecology and sucesional status of two contrasting old-growth oak forests in the Blue Ridge Mountains, USA. *Can J For Res* 27, 994-1002.
- BOE, 2002. Ley 15/2002 por la que se declara el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. Boletín Oficial del Estado núm 157, 2/07/2002.
- BOSCH O., GUTIÉRREZ E., 1999. La sucesión en los bosques de *Pinus uncinata* del Pirineo. De los anillos de crecimiento a la historia del bosque. *Ecología* 13, 133-171.
- CHERUBINI P., PIUSSI P., SCHWEINGRUBER F.H., 1996. Spatiotemporal growth dynamics and disturbances in a subalpine spruce forest in the Alps: a dendroecological reconstruction. *Can J For Res* 26, 991-2001.
- COOK E.R., 1990. A conceptual linear aggregate model for tree rings. En: *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Cook E.R., Kairiukstis L.A., eds. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 98-104.
- COOK E.R., HOLMES R.L., 1996. Guide for computer program ARSTAN. En: *The International Tree-Ring Data Bank Program Library Version 2.0 User's Manual*. Grissino-Mayer H.D., Holmes R.L., Fritts H.C., eds. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson. pp. 75-87.

- COPENHEAVER C.A., ABRAMS M.D., 2003. Dendroecology in young stands: case studies from jack pine in northern lower Michigan. For Ecol Manage 182, 247-257.
- CORCUERA L., CAMARERO J.J., SISO S., GIL-PELEGRIN E., 2006. Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. Trees 20, 91-98.
- COSTA M., MORLA C., SAINZ H. (eds), 2005. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. 4.ª edición. Editorial Planeta, Barcelona.
- DOG, 2002. Decreto 88/2002, de 7 de marzo, por el que se aprueba el Plan de Ordenación de los Recursos Naturales del Espacio Natural de la Isla de Cortegada y su contorno. Diario Oficial de Galicia núm 62, 1/04/2002.
- FONTI P., CHERUBINI P., RIGLING A., WEBER P., BILING G., 2006. Tree rings show competition dynamics in abandoned *Castanea sativa* coppices after land-use changes. J Veg Sci 17, 103-112.
- FRITTS H., 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London.
- GARCÍA-GONZÁLEZ I., 2001. Weiser: a computer program to identify event and pointer years in dendrochronological series. Dendrochronologia 19, 239-244.
- HANECA K., VAN ACKER J., BEECKMAN H., 2005. Growth trends reveal the forest structure during Roman and Medieval times in Western Europe: a comparison between archaeological and actual oak ring series (*Quercus robur* and *Quercus petraea*). Ann For Sci 62, 797-805.
- HOLMES R.L., 1983. A computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-Ring Bull 43, 69-78.
- KITZBERGER T., VERBLEN T.T., VILLALBA R., 1995. Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: the roles of substrate stability and climatic variation. Can J For Res 25, 1684-1696.
- LEBOURGEOIS F., COUSSEAU G., DUCOS Y., 2004. Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé («Futaie des Clos», Sarthe, France). Ann For Sci 61, 361-372.
- LORIMER C.G., FRELICH L.E., 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. Can J For Res 19, 651-663.
- McEWAN R.W., KEIFFER C.H., McCARTHY B.C., 2006. Dendroecology of American chestnut in a disjunct stand of oak-chestnut forest. Can J For Res 36, 1-11.
- MOTTA R., GABARINO F., 2003. Stand history and its consequences for the present and future dynamic in two silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the high Pesio Valley (Piedmont, Italy). Ann For Sci 60, 361-370.
- NOWACKI G.J., ABRAMS M.D., 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. Ecol Monogr 67, 225-249.
- PAZOS L.J., 2002. La isla de Cortegada en su historia. Apuntes sobre su donación. Lino J. Pazos Pérez. Cambados, España.
- RENTCH J.S., DESTA F., MILLER G.W., 2002. Climate, canopy disturbance, and radial growth averaging in a second-growth mixed-oak forest in West Virginia, USA. Can J For Res 32, 915-927.
- RENTCH J.S., FAJVAN M.A., HICKS R.R., 2003. Oak establishment and canopy accession strategies in five old-growth stands in the central hardwood forest region. For Ecol Manage 184, 285-297.
- ROZAS V., 2001. Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. Ann For Sci 58, 237-251.
- ROZAS V., 2003. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain. For Ecol Manage 182, 175-194.
- ROZAS V., 2004. Efectos de la historia del dosel y del clima sobre los patrones de crecimiento radial de *Fagus sylvatica* L. y *Quercus robur* L. Invest Agrar: Sist Recur For 13, 479-491.
- ROZAS V., 2005. Dendrochronology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in an old-growth pollarded woodland in northern Spain: establishment patterns and the management history. Ann For Sci 62, 13-22.
- RUBINO D.L., McCARTHY B.C., 2004. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. Dendrochronologia 21, 97-115.
- RUFFNER C.M., ABRAMS M.D., 1998. Relating land-use history and climate to the dendroecology of a 326-year-old *Quercus prinus* talus slope forest. Can J For Res 28, 347-358.
- SCHWEINGRUBER F.H., NOGLER P., 2003. Synopsis and climatological interpretation of Central European tree-ring sequences. Bot Helv 113, 125-143.
- SCHWEINGRUBER F.H., ECKSTEIN D., SERRE-BACHET F., BRÄKER O.U., 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. Dendrochronologia 8, 9-38.
- SOUCY R., HEITZMAN E., SPETICH M.A., 2005. The establishment and development of oak forests in the Ozark Mountains of Arkansas. Can J For Res 35, 1790-1797.
- STOKES M.A., SMILEY T.L., 1968. An Introduction to Tree-Ring Dating. University of Chicago Press, Chicago.
- TARDIF J.C., CONCIATORI F., 2006. A comparison of ring-width and event-year chronologies derived from white oak (*Quercus alba*) and northern red oak (*Quercus rubra*), southwestern Quebec, Canada. Dendrochronologia 23, 133-138.
- TIMBAL J., 2002. Retrospective analysis of radial growth in a *Pinus pinaster* thinning experiment in the Landes de Gascogne. Relationship with the water balance. Ann For Sci 59, 205-217.
- VALLADARES F., CHICO J.M., ARANDA I., BALAGUER L., DIZENGREMEL P., MANRIQUE E., DREYER E., 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. Trees 16, 395-403.
- VILA B., KELLER T., GUIBAL F., 2001. Influence of browsing cessation on *Picea sitchensis* radial growth. Ann For Sci 58, 853-859.
- VIÑAS M., 2001. Los temporales de viento en la Península Ibérica. Análisis meteorológico de la extraordinaria situación atmosférica de febrero de 1941 [en línea]. Disponible en <http://www.spainsevereweather.com/temporal41.asp> [Consulta: 2 de junio de 2006].