

HETEROGENEIDAD ESTRUCTURAL Y PATRONES ESPACIALES EN UN BOSQUE CADUCIFOLIO MADURO: IMPLICACIONES PARA LA RESTAURACIÓN Y LA GESTIÓN SOSTENIBLE

Vicente Rozas Ortiz
CIFA de Lourizán
Apartado 127, 36080 – Pontevedra
E-mail: vrozas.cifal@siam-cma.org

Resumen

Los bosques caducifolios son hábitats destacables en la Iberia atlántica desde los puntos de vista ambiental y paisajístico. Para diseñar planes de restauración y gestión forestal sostenible resulta imprescindible conocer la estructura de los bosques naturales. La heterogeneidad estructural contribuye a preservar la diversidad de organismos forestales, especialmente aves, insectos, organismos epífitos y plantas del sotobosque. Se analizaron la heterogeneidad estructural (diámetros y alturas) y los patrones espaciales de los árboles en cuatro parcelas de bosque maduro en el Parque Natural de Oyambre, Cantabria. La variación de los tamaños se estudió mediante autocorrelación espacial y los patrones espaciales se analizaron utilizando la función L de Ripley. Los análisis revelaron diferentes grados de heterogeneidad estructural según la escala espacial: a distancias cortas se detectó una gran variación del tamaño, a distancias intermedias no hubo una variabilidad significativa, mientras que a gran escala sólo la altura mostró ser heterogénea. Los procesos de competencia asimétrica entre árboles vecinos explicarían estos resultados. Los patrones espaciales mostraron en todos los casos una intensa agregación sobre un amplio rango de distancias, lo cual sería consecuencia de una regeneración en agregados. Estos resultados evidencian la necesidad de aplicar planes de gestión para incrementar la heterogeneidad estructural y la agregación de los árboles.

Palabras clave: autocorrelación espacial, función L de Ripley, *Fagus sylvatica*, *Ilex aquifolium*, *Quercus robur*

INTRODUCCIÓN

La estructura de un bosque se refiere a la abundancia relativa y la dispersión espacial de los árboles en términos de tamaño y edad (VEBLEN, 1992). Es comúnmente aceptado que la estructura de los bosques densos bajo clima templado es básicamente una consecuencia de las perturbaciones. Sin embargo, los bosques pueden variar desde aquellos estructurados por grandes perturbaciones que inician nuevos rodales, hasta los que se encuentran en un estado estacionario, en el cual solo son evidentes perturbaciones a pequeña escala (ANTOS & PARISH, 2002). El hombre ha influido históricamente sobre la estructura y dinámica de la gran mayoría de los bosques de las latitudes templadas del hemisferio norte, de forma que los rodales verdaderamente vírgenes son extremadamente raros (PETERKEN, 1996). En los paisajes creados por el hombre, las prácticas de utilización del territorio afectan en gran medida a los regímenes de perturbación, controlando la distribución, estructura y composición de los bosques (CARCAILLET & BRUN, 2000).

Estudios en algunos bosques maduros han mostrado que determinadas características del ciclo de vida, las condiciones ambientales y el régimen de perturbación pueden explicar los patrones de distribución espacial de los árboles (MANABE *et al.*, 2000; CHOKKALINGAM & WHITE, 2001). La heterogeneidad ambiental, especialmente la existencia de diferentes substratos, posiciones topográficas y grados de cierre del dosel forestal, influye de forma relevante sobre la distribución de los árboles y la segregación espacial entre las especies (DUNCAN, 1993). Análisis de los patrones espaciales reconstruidos a partir de los árboles vivos y muertos (KENKEL, 1988) y estudios a largo plazo sobre la dinámica espacial de los árboles (ALDRICH *et al.*, 2003) han mostrado la importancia de los procesos de competencia dependiente de la densidad y el estado sucesional sobre las tendencias de cambio en los patrones espaciales, desde un patrón inicial agregado hasta una distribución más regular.

Se ha invertido un gran esfuerzo en la caracterización de la estructura y dinámica de los bosques

templados maduros en diferentes partes del mundo (p. ej. MANABE et al., 2000; CHOKKALINGAM & WHITE, 2001; ANTOS & PARISH, 2002; PIOVESAN et al., 2005). Sin embargo, existe una notable deficiencia de información sobre los bosques maduros en España. En el norte de la Península Ibérica, al igual que en otras regiones del oeste de Europa, la deforestación efectuada a lo largo de la historia para la obtención de terrenos de pasto y cultivo y para la realización de plantaciones forestales con especies exóticas, ha condicionado que los ejemplos de bosques maduros bien conservados sean extremadamente escasos. Estos fragmentos forestales suelen ser atípicos, ya que presentan una escasa extensión y normalmente están sometidos a distintas perturbaciones antrópicas y se encuentran sobre suelos de escasa productividad o en ubicaciones poco accesibles. Sin embargo, la caracterización de la composición, la estructura y los patrones espaciales de las especies forestales en los bosques maduros resulta imprescindible como información básica para el diseño de planes de restauración y manejo sostenible, y proporciona información sobre cómo podrían evolucionar los bosques actuales en ausencia de interferencias antrópicas (PETERKEN, 1996). En este trabajo se estudia la composición, la estructura y los patrones de distribución espacial en un bosque caducifolio maduro de la zona litoral cantábrica en el norte de España.

MATERIAL Y MÉTODOS

En el bosque de Caviedes, ubicado en el Parque Natural de Oyambre, Cantabria (43°20' N, 04°18' O), se estudiaron cuatro parcelas de bosque que totalizaron una superficie de 1,35 ha. Las parcelas P1 y P2 corresponden a antiguas dehesas en las que el espacio abierto ha sido densamente colonizado por jóvenes árboles, mientras que las parcelas H1 y H2 muestran una estructura de bosque alto. Se identificaron, midieron y mapearon todos los brinzales (diámetro entre 2 y 5 cm) y árboles (diámetro mayor que 5 cm) vivos y muertos. Las especies dominantes son el haya (*Fagus sylvatica*) y el roble pedunculado (*Quercus robur*) y el sotobosque está constituido por la especie siguientes: *Ilex aquifolium*, *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata* y *Frangula alnus*. Los valores de densidad y área basal fueron calculados para los individuos vivos y muertos de cada especie. Se calculó un valor de importancia para cada especie como el promedio de la densidad y el área basal porcentuales en cada parcela. Las distribuciones de diámetro en clases de 5 cm fueron cuantificadas mediante las funciones potencial, exponencial negativa y de Weibull, las cuales caracterizan a las distribuciones en J invertida. Para valores c de la función de Weibull menores que 1 la curva es monotónica descendente, mientras que para valores mayores que 1 es unimodal (LORIMER & KRUG, 1983).

La heterogeneidad espacial del tamaño (diámetro y altura) de los árboles se estudió mediante el coeficiente I de Moran, el cual es una medida de la autocorrelación de una variable cuantitativa para todos los pares de puntos separados por un determinado rango de distancias (LEGENDRE & FORTIN, 1989). Cuando se aplica a los árboles, la autocorrelación espacial revela escalas de heterogeneidad en la estructura forestal relacionadas con el tamaño y distribución del parches de árboles con similares diámetro o altura (DUNCAN & STEWART, 1991). La hipótesis de independencia espacial de los tamaños de los árboles fue comprobada mediante correlogramas de las desviaciones normales estándar (DNE) de los coeficientes I calculados en clases de distancia de 5 m, frente a los valores críticos para una distribución normal estándar. Valores de DNE mayores que 1,96 indican autocorrelación positiva, valores menores que -1,96 indican autocorrelación negativa. Puesto que los valores DNE fueron calculados para diez clases de distancia en cada parcela, un correlograma fue considerado estadísticamente significativo si al menos un valor se encontró fuera de los niveles de significación corregidos según una prueba múltiple de Bonferroni (LEGENDRE & FORTIN, 1989). Los patrones espaciales fueron analizados mediante la función L de Ripley, la cual refleja el tipo y la intensidad del patrón a diferentes distancias d entre árboles (MOEUR, 1993). La función fue calculada a intervalos de 1 m, para una distancia máxima de 25 m, y los intervalos de confianza del 95% para la hipótesis de aleatoriedad espacial fueron obtenidos mediante 100 simulaciones de Monte Carlo de procesos aleatorios. Valores significativamente positivos de $L(d)-d$ indican agregación, mientras que valores negativos indican regularidad.

RESULTADOS

Las densidades totales de las parcelas variaron entre 940 y 1169 árboles vivos por ha, y entre 129 y 328 árboles muertos por hectárea (Tabla 1). Las áreas basales totales variaron entre 28,9 y 39,7 m² por ha para los árboles vivos y entre 1,4 y 4,3 m² por ha para los muertos. *Fagus* e *Ilex* mostraron las densidades más elevadas de árboles vivos en todas las parcelas, mientras que *Fagus* y *Quercus* mostraron las mayores áreas basales. Las especies con mayores valores de importancia relativa fueron *Fagus*, *Quercus* e *Ilex*. Entre los árboles muertos, *Quercus* mostró un mayor valor de importancia en la parcela P1, *Pyrus* en P2 y *Fagus* en H1 y H2. Las distribuciones de diámetro de *Fagus* y *Quercus* mostraron patrón descendente en J invertida, el cual presentó los mejores ajustes a las funciones exponencial negativa, potencial y de Weibull, dependiendo de la parcela (r^2 entre 0,52 y 0,90, y valores del parámetro c en las funciones de Weibull entre 0,17 y 0,79; Tabla 2). La función de Weibull no mostró una solución convergente cuando fue ajustada a las distribuciones de *Fagus* en las parcelas H1 y H2, como consecuencia de la forma compuesta de las mismas.

En las parcelas P1 y P2, los correlogramas de la altura de los árboles fueron altamente significativos ($P < 0,001$), mostrando autocorrelación positiva a distancias inferiores a 10-15 m, las cuales corresponden a los tamaños de los parches formados por árboles de altura similar, y negativa a distancias entre 20-40 m, las cuales indican la separación entre parches (Figura 1). Sin embargo, los correlogramas del diámetro no fueron significativos en P1 y P2. Por otra parte, en las parcelas H1 y H2 todos los correlogramas calculados fueron altamente significativos ($P < 0,001$). La autocorrelación positiva a distancias de entre 5-10 m indicó la asociación de árboles de tamaño similar dentro de parches, mientras que la autocorrelación negativa a una escala espacial intermedia (20-35 m) o grande (40-50 m) indica la distancia entre los parches (Figura 1). Todas las especies presentaron un patrón significativamente agregado en la totalidad de las parcelas estudiadas, con mayores intensidades de agregación a pequeña escala (< 10 m) en las parcelas P1 y P2, o a escala espacial intermedia (entre 10-20 m) en las parcelas H1 y H2 (Figura 2). El número de *Quercus* en la parcela P2 fue demasiado escaso como para realizar los análisis del patrón espacial. La única especie que mostró un patrón significativamente regular fue *Ilex* en la parcela P1 para grandes distancias (>20 m).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Los resultados mostraron que *Fagus* y *Quercus* presentan una distribución de diámetros en forma de J invertida, como sería de esperar en el caso de poblaciones bien balanceadas características de los bosques maduros (VEBLEN, 1992, PIOVESAN et al., 2005). La ausencia de una solución convergente para el ajuste de Weibull a la distribución de diámetros de *Fagus* en las parcelas H1 y H2, es debido a que estas poblaciones muestran una distribución de tamaños compuesta por dos clases de edad, resultando en una mezcla de dos distribuciones de Weibull. Este mismo resultado ha sido obtenido en otras poblaciones maduras de *Fagus* (PIOVESAN et al., 2005).

Los análisis de autocorrelación espacial mostraron que las características estructurales varían localmente en el bosque, y pueden estar relacionadas con procesos particulares dependientes de la estructura inicial del bosque. En las parcelas correspondientes a antiguas dehesas, los diámetros de árboles vecinos son independientes, es decir, son homogéneas respecto al diámetro. Sin embargo, estas parcelas constituyen un mosaico de parches de árboles de una altura similar, pero diferente a la de los árboles de parches adyacentes. Un patrón muy similar, con autocorrelación positiva para la altura hasta distancias entre árboles de 15 m se ha descrito en una población de *Pinus sylvestris* establecidos en un área incendiada (KUULUVAINEN & ROUVINEN, 2000). Esta heterogeneidad puede ser atribuida a una diferenciación en la tasa de crecimiento en altura debido a variaciones locales de la densidad. Cuando en un parche hay solo unos pocos árboles, la competencia no será intensa y el dosel será poco elevado, mientras que si hay muchos árboles el dosel será más elevado (CHEN & BRADSHAW, 1999). La ausencia de autocorrelación espacial para los diámetros en las parcelas P1 y P2 podría ser una consecuencia de que se encuentran en el período de máxima mortalidad dependiente de la densidad, de forma que muchos árboles pequeños están muriendo, reduciendo la autocorrelación en los grupos densos de individuos pequeños.

En las parcelas H1 y H2, por el contrario, tanto el diámetro como la altura son heterogéneos,

indicando que están compuestas por parches formados por árboles con un tamaño similar, pero diferente al de parches adyacentes. Estos parches pueden ser considerados como unidades estructurales elementales del mosaico forestal, de acuerdo con el paradigma de dinámica de parches, que considera a los huecos del dosel causados por perturbaciones como el punto de partida del ciclo silvigenético (EMBORG *et al.*, 2000). El tamaño de los parches revelado por los correlogramas, de unos 10 m en la parcela H1 y unos 5 m en H2, indicaría el tamaño predominante de los huecos que dieron lugar a dicha estructura en estas parcelas.

Al igual que en investigaciones previas sobre los patrones espaciales en bosques maduros (p. ej. MOEUR, 1993; MANABE *et al.*, 2000; CHOKKALINGAM & WHITE, 2001), este trabajo mostró sólidas evidencias de una distribución en agregados de los árboles. Esto fue consecuencia de la disponibilidad diferencial de sitios apropiados para la germinación y la supervivencia en la fase juvenil (DUNCAN, 1993). La intensidad de la agregación cambió con la escala de los análisis y varió según la especie y la parcela. Las especies dominantes, *Fagus* y *Quercus*, se establecieron preferentemente en claros y espacios abiertos, aunque *Fagus* mostró un carácter generalista en cuanto a su regeneración mientras que *Quercus* presentó una regeneración exclusivamente asociada a los huecos del dosel (ROZAS, 2003). La regeneración de *Ilex* estuvo asociada a la presencia de un dosel de robles maduros, y sus patrones espaciales reproducen este comportamiento. En las parcelas adhesionadas, donde la distribución de los robles maduros es dispersa, *Ilex* muestra gran intensidad de agregación a pequeña escala y un patrón aleatorio o regular a gran escala. Sin embargo, en las parcelas de bosque alto, la existencia de extensos parches de árboles maduros (ROZAS, 2003) condiciona que *Ilex* muestre menos intensidad de agregación a pequeña escala y mayor intensidad a gran escala espacial. Las otras especies del sotobosque (*Corylus*, *Crataegus*, *Frangula*, *Pyrus* y *Salix*), muestran también agregación a pequeña escala espacial, rasgo característico de especies cuyas regeneración y supervivencia están asociadas a huecos del dosel (MANABE & YAMAMOTO, 1997).

Los resultados obtenidos tienen aplicación para la creación de planes de restauración de bosques en reservas y parques protegidos, así como para la gestión sostenible de masas naturales. La regeneración natural del arbolado debe ser la opción más deseable, pero si no ocurre es necesario realizar plantaciones. Al contrario que en la legislación española sobre restauración de masas forestales (Real Decreto 152/1996, de 2 de febrero. RCL 1996, 585), el marco de plantación no debe ser regular como en las plantaciones productivas, sino en grupos de diferente densidad. Se recomienda no cubrir totalmente la superficie a reforestar, ya que deben reservarse áreas abiertas para el establecimiento de nuevos árboles en el futuro. Este diseño garantiza una estructura de edades en forma de generaciones sucesivas, y ayuda a preservar la heterogeneidad estructural de una manera similar a como se ha descrito en este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALDRICH, P.R.; PARKER, G.R.; WARD, J.S. & MICHLER, C.H.; 2003. Spatial dispersion of trees in an old-growth temperate hardwood forest over 60 years of succession. *For. Ecol. Manage.* 180: 475-491.
- ANTOS, J.A. & PARISH, R.; 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia* 130: 126-135.
- CARCAILLET, C. & BRUN, J.-J.; 2000. Changes in landscape structure in the northwestern Alps over the last 7000 years: lessons from soil charcoal. *J. Veg. Sci.* 11: 705-714.
- CHEN, J. & BRADSHAW, G.A.; 1999. Forest structure in space: a case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *For. Ecol. Manage.* 120: 219-233.
- CHOKKALINGAM, U. & WHITE, A.; 2001. Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine. *Plant Ecol.* 156: 139-160.
- DUNCAN, R.P.; 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *J. Ecol.* 81: 403-416.
- DUNCAN, R.P. & STEWART, G.H.; 1991. The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Can. J. For. Res.* 21: 1703-1710.
- EMBORG, J.; CHRISTENSEN, M. & HEILMANN-CLAUSENC, J.; 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.* 126:

173-189.

- KENKEL, N.C.; 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- KUULUVAINEN, T. & ROUVINEN, S.; 2000. Post-fire understorey regeneration in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories. *J. Veg. Sci.* 11: 801-812.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.-J.; 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LORIMER, C.G. & KRUG, A.G.; 1983. Diameter distributions in even-aged stands of shade-tolerant and midtolerant tree species. *Am. Midl. Nat.* 109: 331-345.
- MANABE, T.; NISHIMURA, N.; MIURA, M. & YAMAMOTO, S.; 2000. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecol.* 151: 181-197.
- MANABE, T. & YAMAMOTO, S.; 1997. Spatial distribution of *Eurya japonica* in an old-growth evergreen broad-leaved forest, SW Japan. *J. Veg. Sci.* 8: 761-772.
- MOEUR, M.; 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *For. Sci.* 39: 756-775.
- PETERKEN, G.F.; 1996. *Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PIOVESAN, G.; DI FILIPPO, A.; ALESSANDRINI, A.; BIONDI, F. & SCHIRONE, B.; 2005. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines. *J. Veg. Sci.* 16: 13-28.
- 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.
- VEBLEN, T.T.; 1992. Regeneration dynamics. In: D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet & T.T. Veblen (eds.), *Plant Succession: Theory and Prediction*: 152-187. Chapman & Hall, London.

Tabla 1. Composición de las cuatro parcelas estudiadas en el bosque de Caviedes, Cantabria. Se muestran los valores absolutos de densidad y área basal, junto con un valor porcentual de importancia, para los individuos vivos y muertos.

Especie	Densidad (individuos / ha)		Área basal (m ² / ha)		Importancia (%)	
	Vivos	Muertos	Vivos	Muertos	Vivos	Muertos
Parcela P1						
<i>Corylus</i>	12		< 0,1		0,6	
<i>Crataegus</i>	44		0,1		2,3	
<i>Fagus</i>	272		7,0		25,2	
<i>Frangula</i>	72	40	0,2	0,1	3,8	9,0
<i>Ilex</i>	288		0,6		15,0	
<i>Pyrus</i>	68	56	1,1	0,3	5,1	15,0
<i>Quercus</i>	176	116	18,0	0,9	39,6	40,5
<i>Salix</i>	108	116	1,8	0,7	8,3	35,5
TOTAL	1040	328	28,9	2,0	100	100
Parcela P2						
<i>Corylus</i>	44	8	< 0,1	< 0,1	2,4	2,6
<i>Fagus</i>	600	76	19,9	0,2	57,0	25,3
<i>Ilex</i>	216	4	0,6	< 0,1	12,2	1,1
<i>Pyrus</i>	40	72	1,7	1,4	4,3	53,7
<i>Quercus</i>	36	12	17,3	0,2	23,7	7,1
<i>Salix</i>	4	20	< 0,1	0,2	0,3	10,2
TOTAL	940	192	39,7	2,0	100	100

Parcela H1						
<i>Corylus</i>	17	3	< 0,1	< 0,1	0,8	0,8
<i>Fagus</i>	899	110	25,0	1,0	77,3	58,6
<i>Frangula</i>	13	3	< 0,1	< 0,1	0,6	0,7
<i>Ilex</i>	117	17	0,2	< 0,1	5,3	3,8
<i>Pyrus</i>	3		< 0,1		0,1	
<i>Quercus</i>	87	73	6,7	0,1	14,1	17,8
<i>Salix</i>	33	67	0,2	0,2	1,7	18,4
TOTAL	1169	273	32,2	1,4	100	100
Parcela H2						
<i>Corylus</i>	46		< 0,1		2,2	
<i>Fagus</i>	630	29	18,8	2,7	58,7	42,4
<i>Frangula</i>	80	35	0,2	< 0,1	4,0	13,8
<i>Ilex</i>	169	2	0,5	< 0,1	8,6	0,8
<i>Pyrus</i>	4		< 0,1		0,3	
<i>Quercus</i>	142	44	12,1	1,5	25,6	34,1
<i>Salix</i>	11	20	< 0,1	< 0,1	0,6	8,8
TOTAL	1081	129	31,8	4,3	100	100

Tabla 2. Coeficientes de determinación (r^2) obtenidos en los ajustes a los modelos potencial, exponencial negativo y función de Weibull aplicados a las distribuciones de diámetro de *Fagus* y *Quercus*. Se muestra la significación de cada coeficiente y el valor del parámetro de forma c en las ecuaciones de Weibull.

Especie	Parcela	Potencial	Exponencial	Weibull	c
<i>Fagus</i>	P1	0,72**	0,60**	0,90***	0,26
	P2	0,75***	0,83***	0,65***	0,43
	H1	0,85***	0,77***		
	H2	0,85***	0,66***		
<i>Quercus</i>	P1	0,36*	0,53**	0,11	0,79
	H1	0,52*	0,35	0,49*	0,55
	H2	0,62***	0,36*	0,86***	0,17

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Figura 1. Correlograma para el diámetro del tronco y la altura total de todos los árboles en las parcelas P1, P2, H1 y H2. Valores de DNE fuera del área sombreada indican autocorrelación significativa ($P < 0,05$), positiva para valores sobre 1,96, negativa para valores por debajo de -1,96.

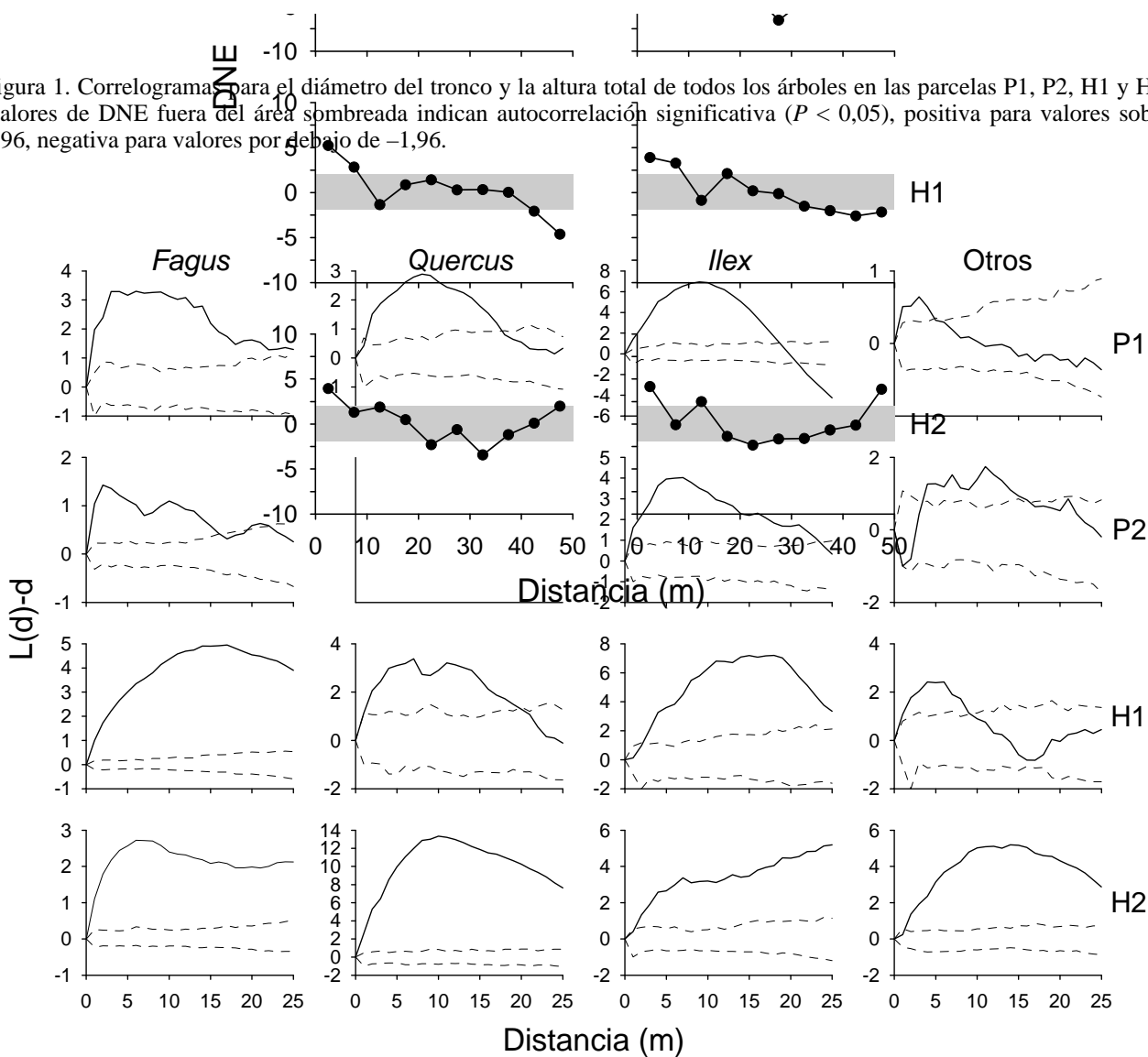


Figura 2. Patrones espaciales univariantes de los individuos de distintas especies en las parcelas P1, P2, H1 y H2. Las líneas continuas son las funciones empíricas $L(d)-d$, mientras que las líneas discontinuas son los intervalos de confianza ($P < 0,05$) para la hipótesis de aleatoriedad espacial. Los valores de $L(d)-d$ por encima del intervalo de confianza indican agregación, por debajo regularidad. Otras especies incluye: *Corylus*, *Crataegus*, *Frangula*, *Pyrus* y *Salix*.