

ESTRATEGIAS DE ESTABLECIMIENTO, CRECIMIENTO Y TOLERANCIA A LA SOMBRA EN UN BOSQUE CADUCIFOLIO MADURO DE LA CORNISA CANTÁBRICA

Vicente Rozas Ortiz

Departamento de Ecología. C.I.F.A. de Lourizán. Consellería de Medio Ambiente Apartado 127. 36080-PONTEVEDRA (España). Correo electrónico: vrozas.cifal@siam-cma.org

Resumen

La coexistencia de especies de árboles en un bosque maduro está influida por la diferenciación en el nicho de regeneración y de la respuesta diferencial de los juveniles al gradiente de luminosidad del sotobosque. Las diferencias expresadas durante el estado adulto pueden también contribuir a la persistencia de especies. Se estudió el establecimiento, crecimiento y tolerancia a la sombra en un bosque maduro de la Cornisa Cantábrica. Se midieron todos los árboles existentes en cuatro parcelas que totalizaron un área de 1,35 ha. Tras un período de 5 años fueron nuevamente medidos para estimar sus tasas de crecimiento. Se calculó un índice de cierre del dosel sobre todos los árboles vivos. *Fagus sylvatica* se estableció en todos los ambientes del bosque, mientras que *Ilex aquifolium* se estableció bajo los *Quercus robur* maduros. *Quercus* y el resto de especies se establecieron principalmente en espacios abiertos. *Fagus* invirtió recursos para el crecimiento en altura, mientras que *Quercus* invirtió más en el diámetro del tronco como estrategia de persistencia en el estado maduro. Existe un gradiente en la tolerancia a la sombra entre las diferentes especies, el cual determinó la respuesta diferencial a la heterogeneidad del dosel. Se discute la importancia de éstos factores sobre la coexistencia de especies en el bosque estudiado.

Palabras clave: Cierre del dosel, Coexistencia, *Fagus sylvatica*, *Ilex aquifolium*, *Quercus robur*

INTRODUCCIÓN

El principio de exclusión competitiva asume que el ambiente en que se desarrollan las comunidades vegetales es uniforme en el espacio y constante en el tiempo, tal que las especies que mejor responden a ciertas condiciones excluirán a las demás y pasarán a dominar la comunidad (CRAWLEY, 1986). En realidad existe una cierta variabilidad espacio-temporal del ambiente que posibilita la coexistencia de especies con diferentes estrategias vitales. Se han planteado tres hipótesis básicas para explicar la coexistencia de

especies forestales (VEBLEN, 1992). Diferenciación de los nichos de regeneración: las diferentes especies requieren distintas condiciones abióticas para su establecimiento. Dos especies con distinto nicho de regeneración mostrarán una independencia espacial que reducirá la competencia interespecífica. Diferenciación de las estrategias del ciclo de vida: dos especies con el mismo nicho de regeneración coexisten si una de ellas es más prolífica, más longeva o más tolerante a los factores limitantes del medio. Coexistencia en estado de no equilibrio: la variabilidad espacio-temporal del ambiente disminuye la intensidad de la inter-

acción entre dos especies que en condiciones de estabilidad experimentarían una intensa competencia. Las perturbaciones son una fuente de heterogeneidad que proporciona ambientes adecuados para el establecimiento y crecimiento de especies que no podrían desarrollarse en condiciones de total estabilidad. Estas tres hipótesis no son mutuamente excluyentes. De hecho, las especies forestales suelen coexistir como consecuencia de una combinación de factores (LUSK & SMITH, 1998). En este trabajo se estudian las estrategias de regeneración, crecimiento y tolerancia a la sombra de las especies de árboles existentes en un bosque maduro de Cantabria. Los objetivos de la investigación son: (1) comprobar la existencia de una diferenciación específica en los nichos de regeneración, (2) determinar si la estrategia del crecimiento varía entre especies y entre distintas fases del ciclo de vida, y (3) evaluar la distribución diferencial de las especies respecto al gradiente de luminosidad.

MATERIAL Y MÉTODOS

En el bosque de Caviades, ubicado en el Parque Natural de Oyambre, Cantabria (43°20' N, 04°18' O), se estudió una superficie de 1,35 ha. Se identificaron, midieron y mapearon todos los brinzales (diámetro entre 2 y 5 cm) y árboles (diámetro mayor que 5 cm) vivos. Los diámetros se remidieron 5 años más tarde para calcular el incremento individual en área basal. Se extrajeron testigos de madera de todos los árboles de las especies dominantes (*Fagus sylvatica* y *Quercus robur*) y de al menos el 50% en las especies no dominantes (*Ilex aquifolium*, *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata* y *Frangula alnus*). Los testigos se pulieron y fueron utilizados para la realización de estimaciones precisas de la edad (ROZAS, 2003).

Se calculó el número medio de juveniles (brinzales + árboles jóvenes) existentes a menos de 5 m de los *Fagus* y *Quercus* maduros, los árboles muertos y los espacios abiertos. La inversión relativa en crecimiento en diámetro y altura se estimó usando un análisis de regresión del diámetro (dependiente) respecto a la altura (independiente), pues la altura determina la luz captada por la copa (PETERS & PLATT, 1996). Se calculó un índice de cierre del dosel (ICD) para cada individuo vivo, el cual es una medida del sombreado según la estructura tridimensional del dosel, según la ecuación:

$$ICD = \sum_{j=1}^n \frac{H_j - H_i}{\sqrt{(H_j - H_i)^2 + d_{ij}^2}}$$

donde d_{ij} es la distancia entre el individuo focal i y cada vecino j situado a menos de 5 m, H_i y H_j son las alturas del árbol focal i y de cada vecino j , respectivamente (basado en LIEBERMAN et al., 1989). Para investigar la influencia del tamaño, edad y sombreado sobre el crecimiento, el incremento en área basal (IAB) durante 5 años fue modelado como:

$$\log IAB = a \cdot \log AB + b \cdot H + c \cdot E + d \cdot ICD$$

donde AB , H y E son el área basal inicial, la altura y la edad, respectivamente. Las variables independientes fueron introducidas en la ecuación siguiendo el procedimiento "paso a paso".

RESULTADOS

Fagus se estableció principalmente en huecos del dosel creados por *Quercus* y en espacios abiertos. Mientras que *Ilex* se estableció sobre todo bajo *Quercus* maduros, *Quercus* y el resto de las especies se establecieron preferentemente en espacios abiertos (Tabla 1). El cre-

	<i>Fagus</i> maduros $n = 69$	<i>Quercus</i> maduros $n = 29$	<i>Fagus</i> muertos $n = 35$	<i>Quercus</i> muertos $n = 19$	Espacios abiertos $n = 55$
<i>Fagus</i>	2.00 (0.36) a	3.59 (0.61) ab	3.29 (0.77) ab	6.16 (1.49) b	4.24 (0.62) b
<i>Quercus</i>	0.03 (0.02) a	0.00 (0.00) a	0.51 (0.12) a	1.32 (0.83) ab	2.31 (0.37) b
<i>Ilex</i>	0.99 (0.19) a	3.97 (1.09) b	0.43 (0.14) a	0.79 (0.32) a	0.76 (0.16) a
Otros	0.14 (0.05) a	0.93 (0.32) ab	0.40 (0.11) a	1.58 (0.64) b	2.91 (0.33) c

Tabla 1. Número medio (\pm S.E.) de juveniles existentes en un radio de 5 m alrededor de los árboles maduros (>150 yr), árboles muertos dominantes (>20 cm DBH) y espacios abiertos. Valores seguidos por la misma letra dentro de una línea no difieren significativamente al nivel $P = 0,001$ de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis. n = número de puntos focales

cimiento de los brinzales de *Fagus* fue inverso al cierre del dosel, mientras que en los árboles jóvenes y maduros el crecimiento fue proporcional al área basal y la altura, respectivamente. El crecimiento de *Ilex* fue proporcional a la altura y el crecimiento de *Quercus* fue proporcional al área basal (Tabla 2). *Fagus* y *Salix* mostraron los mayores crecimientos en altura por unidad de crecimiento en diámetro, mientras que *Ilex* y *Crataegus* mostraron los menores crecimientos en altura por unidad de crecimiento en diámetro (Figura 1A). La divergencia entre *Quercus* y *Fagus* en la inversión rela-

tiva en crecimiento, en diámetro y altura, aumentó con la edad, siendo mayor el crecimiento en diámetro en el caso de los *Quercus* maduros (Figura 1B).

Fagus, *Quercus* y *Salix* fueron las especies con mayor tasa de crecimiento radial, mientras que *Pyrus*, *Corylus* y *Crataegus* mostraron pequeñas tasas de crecimiento (Tabla 3). *Ilex* mostró una menor tasa media de crecimiento en altura y un mayor índice medio de cierre del dosel que el resto de especies. El orden de las especies, de mayor a menor índice máximo de cierre del dosel, fue el siguiente: *Ilex*,

Especie	Categoría	Área basal	Altura	Edad	Cierre del dosel	n	r ²	P
<i>Fagus</i>	Brinzales				10,5 (-)	229	0,105	< 0,001
	Jóvenes	63,7 (+)		1,0 (-)	5,4 (-)	244	0,701	< 0,001
	Maduros		14,7 (+)			47	0,147	0,008
<i>Frangula</i>	Jóvenes				39,3 (-)	12	0,393	0,029
<i>Ilex</i>	Brinzales		7,8 (+)			86	0,078	0,009
	Jóvenes		11,0 (+)			58	0,110	0,011
<i>Quercus</i>	Jóvenes	68,2 (+)			7,2 (-)	52	0,754	< 0,001
	Maduros	50,5 (+)				24	0,505	< 0,001

Tabla 2. Análisis de regresión múltiple para el incremento en área basal durante 5 años frente al área basal inicial, la altura, la edad y el índice de cierre del dosel para brinzales, árboles jóvenes y árboles maduros. Se muestran el porcentaje explicado de variación del crecimiento, el signo de la relación (entre paréntesis) y los estadísticos de la regresión

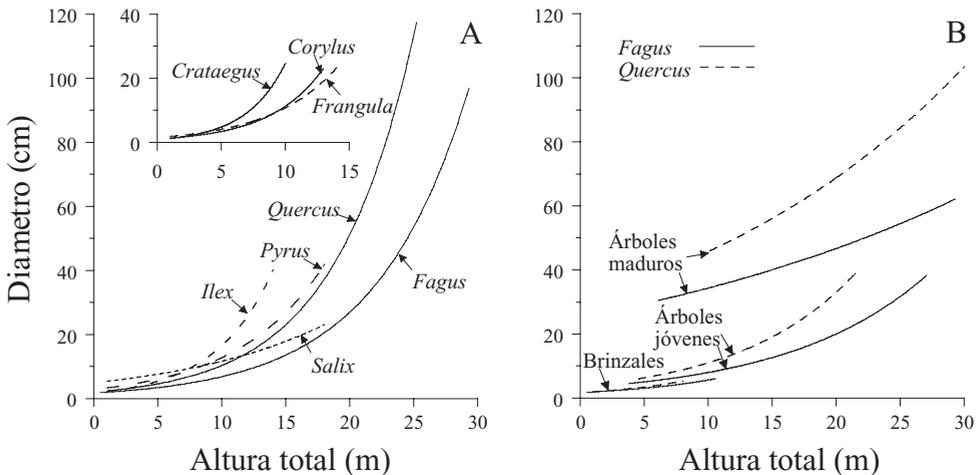


Figura 1. Líneas de regresión exponencial ajustadas a los datos de diámetro-altura para (A) las poblaciones completas de todas las especies (*Corylus*: r² = 0,644, n = 43; *Crataegus*: r² = 0,804, n = 11; *Fagus*: r² = 0,857, n = 832; *Frangula*: r² = 0,531, n = 66; *Ilex*: r² = 0,579, n = 253; *Pyrus*: r² = 0,696, n = 30; *Quercus*: r² = 0,838, n = 155; *Salix*: r² = 0,416, n = 44; P < 0,001 en todos los ajustes) y (B) los brinzales, árboles jóvenes y árboles maduros de *Fagus* y *Quercus* (*Fagus* brinzales: r² = 0,520, n = 364, jóvenes: r² = 0,781, n = 381, maduros: r² = 0,252, n = 87; *Quercus* brinzales: r² = 0,376, n = 35, jóvenes: r² = 0,632, n = 86, maduros: r² = 0,346, n = 34; P < 0,001 en todos los ajustes)

Especie	Tasa máxima de crecimiento radial	Tasa media de crecimiento en altura	Índice medio de cierre del dosel	Índice máximo de cierre del dosel
<i>Corylus</i>	0,95		3,23	8,93
<i>Crataegus</i>	0,40		3,48	4,18
<i>Fagus</i>	10,65	24,56	3,63	17,79
<i>Frangula</i>	3,20	26,58	2,98	5,80
<i>Ilex</i>	2,30	10,77	5,83	23,44
<i>Pyrus</i>	1,60	30,29	2,06	5,52
<i>Quercus</i>	6,25	26,38	1,72	7,78
<i>Salix</i>	5,40	31,36	1,46	3,55

Tabla 3. Tasa máxima de crecimiento radial en 5 años (mm/año), tasa media de crecimiento en altura (cm/año) e índices medio y máximo de cierre del dosel para las diferentes especies

Fagus, *Corylus*, *Quercus*, *Frangula*, *Pyrus*, *Crataegus* y *Salix* (Tabla 3). Existió una distribución diferencial de las especies a través del gradiente de luminosidad del dosel forestal. *Ilex* y *Fagus* fueron las especies más tolerantes a la sombra, *Corylus* y *Quercus* mostraron una tolerancia intermedia, y *Frangula*, *Pyrus* y *Salix* fueron las más intolerantes a la sombra (Figura 2).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados mostraron una clara diferenciación en los nichos de regeneración: *Ilex* se estableció bajo *Quercus* maduros, *Quercus* y el resto de especies se establecieron en espacios

abiertos y *Fagus* fue generalista. La mayor abundancia de *Fagus* en huecos creados por la muerte de *Quercus* maduros puede deberse a la existencia de regeneración avanzada en forma de plantones, cuyo crecimiento se liberó tras la muerte del árbol dominante.

Las estrategias de crecimiento y tolerancia a la sombra variaron entre las especies. En *Fagus*, además, la estrategia de crecimiento varió con la edad. La existencia de regeneración avanzada en *Fagus* implicaría que en el estado de brinzal el crecimiento fuese inverso al cierre del dosel. En los *Fagus* maduros fue la altura el factor que condicionó el crecimiento. Esto es coherente con los resultados obtenidos en las regresiones diámetro-altura. *Fagus* invirtió sobre todo en crecer en altura, lo cual maximiza la

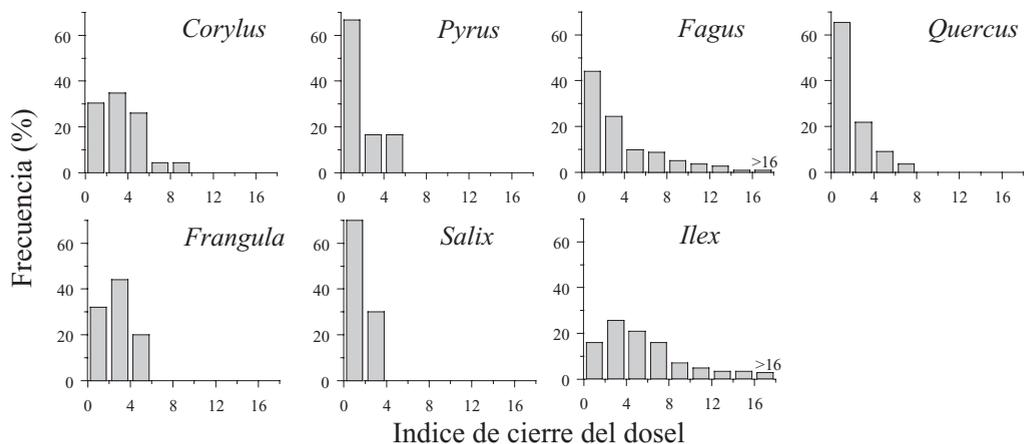


Figura 2. Distribuciones de frecuencia relativa del índice de cierre del dosel (ICD), en clases de amplitud 2, para las diferentes especies excepto *Crataegus*, del cual el número de individuos muestreados fue insuficiente

exposición a la luz y minimiza la competencia con los vecinos (PETERS & PLATT, 1996). Por el contrario, *Quercus* invirtió más en crecer en diámetro y en aumentar la durabilidad de su madera, como estrategia para la supervivencia a largo plazo.

La tolerancia a la sombra define el menor nivel luminoso al cual una especie es capaz de sobrevivir y crecer (POORTER & ARETS, 2003). De acuerdo con los resultados, valores de ICD < 2 corresponderían a claros y valores > 6 indicarían condiciones de dosel denso. Según los máximos valores de ICD, *Ilex* es muy tolerante a la sombra. Su crecimiento dependió de la altura individual y necesitó crecer menos en altura que las otras especies para alcanzar la madurez. *Salix* es la especie menos tolerante a la sombra. Creció preferentemente en altura, posiblemente por su conspicua intolerancia a la sombra y las condiciones del bosque denso.

En conclusión, en el bosque estudiado la diferenciación del nicho de regeneración y el diferente grado de tolerancia a la sombra, junto con otros factores como la heterogeneidad ambiental y las perturbaciones, son las causas principales que contribuyen a la coexistencia de las especies a largo plazo.

BIBLIOGRAFÍA

- CRAWLEY, M.J.; 1986. *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D. & PERALTA, R.; 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.
- LUSK, C.H. & SMITH, B.; 1998. Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rain forest. *Ecology* 79: 795-806.
- PETERS, R. & PLATT, W.J.; 1996. Growth strategies of main trees and forest architecture of a Fagus-Magnolia forest in Florida, USA. *Vegetatio* 123: 39-49.
- POORTER, L. & ARETS, E.J.M.M.; 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecol.* 166: 295-306.
- ROZAS, V.; 2003. Tree age estimates in Fagus sylvatica and Quercus robur: testing previous and improved methods. *Plant Ecol.* 167: 193-212.
- 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.