

Patrones espaciales de tamaño y mortalidad del roble (*Quercus robur* L.) en un bosque del litoral de Cantabria

Vicente Rozas

Universidad de Oviedo. Departamento de Biología de Organismos y Sistemas
Catedrático Rodrigo Uría. 33071 Oviedo. Spain

José A. Fernández Prieto

Instituto de Recursos Naturales y Ordenación del Territorio
Independencia, 13. 33004 Oviedo. Spain

Manuscrito recibido en abril de 1998

Resumen

La descripción e interpretación de los patrones espaciales de los árboles permite extraer conclusiones sobre los factores que condicionan tanto el establecimiento de las cohortes como su variación temporal. En el presente trabajo se analizan las distribuciones espaciales de tamaño y mortalidad del roble (*Quercus robur* L.) en dos parcelas de bosque. Obtenemos evidencias significativas de agregación para las clases de tamaño pequeñas y de distribución aleatoria en la clase de tamaño mayor. La disponibilidad de espacios abiertos parece ser el principal factor que condiciona la regeneración, estructura y mortalidad en las poblaciones de roble. Una de las poblaciones estudiadas se habría originado sin limitación de espacios abiertos, presentando poca organización espacial y un patrón aleatorio de la mortalidad, lo cual es indicativo de una escasa incidencia de la competencia intraespecífica. En otra población, que corresponde a una parcela de bosque maduro con escasos espacios abiertos, la regeneración del roble está asociada a «fase de claro», formándose grupos compuestos por árboles de tamaños similares y en distintas fases de madurez. En este caso, la mortalidad de roble tiene lugar predominantemente dentro de los grupos formados por árboles de poca talla y está, al menos en parte, causada por competencia intraespecífica.

Palabras clave: patrones espaciales, dinámicas de poblaciones, K de Ripley, autocorrelación espacial, mortalidad, competencia intraespecífica, *Quercus robur* L..

Abstract. *Spatial patterns of tree size and mortality of pedunculate oak (Quercus robur L.) in a forest of the Cantabria lowlands*

Quantitative spatial analysis provide inferences on tree population dynamics. Spatial patterns of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in two forest plots were analysed in this work. Significant evidences of clumping for trees of smaller sizes and a random pattern for larger-sized ones were given. This results would be related to self-thinning occurrence. Open space availability seems to be the main factor that drive the structure evolution and the regeneration and mortality processes within oak populations. In one of the studied stands, poor spatial arrangement and random mortality are linked to oak populations developed in open space, and there are evidences of scarce intraspecific competition. In the other studied

stand, established in old-growth forest, oak regeneration occurs in canopy gaps and, as a result, even-sized groups of trees in different ripeness stage arise. In the old-growth plot, oak mortality mainly occurs within small-sized groups of trees as a consequence of intraspecific competition.

Key words: spatial patterns, tree population dynamics, Ripley's K , spatial autocorrelation, mortality, intraspecific competition, *Quercus robur* L.

Introducción

Un supuesto general en ecología forestal es que los árboles de pequeño tamaño presentan un patrón espacial en agregados mientras que los árboles de gran tamaño se distribuyen de forma aleatoria o regular (Szwagrzyk & Czerwczak, 1993; Ward et al., 1996). La distribución inicial en agregados es atribuida a la heterogeneidad del sustrato, a la existencia de reproducción vegetativa, a competencia o a la aparición de perturbaciones que liberan espacio apto para el nuevo establecimiento, entre otros (Leps & Kindlmann, 1987). Esta tendencia desde el patrón en agregados hasta el regular es interpretada como un proceso dependiente de la densidad, en el cual la mortalidad tiene lugar en grupos en las zonas de elevada densidad, generándose distancias cada vez más amplias entre los árboles supervivientes (Kenkel, 1988).

El factor que se ha revelado como responsable en gran medida de la mortalidad y, por tanto, de la modificación del patrón espacial es la competencia entre árboles vecinos (Kenkel, 1988; Leps & Kindlmann, 1987). La interacción entre individuos vecinos provoca una desigualdad en el crecimiento de árboles que inicialmente tenían una talla similar (Weiner, 1984), produciéndose una jerarquización de tamaños en términos de dominancia y subordinación (Puntieri, 1993; Weiner, 1990). Esta pérdida de vigor que experimentan los árboles subordinados aumenta su susceptibilidad a agentes directos de mortalidad (Long & Smith, 1984) aumentando la probabilidad de que estos individuos mueran. El aumento en el tamaño promedio de los árboles está asociado con una disminución progresiva de la densidad debido a la mortalidad tal que, en rodales monoespecíficos de árboles coetáneos, es la competencia intraespecífica el principal factor que explica la mortalidad (Kenkel, 1988). Puesto que esta competencia no es simétrica, los individuos dominantes tienen una gran influencia sobre la pérdida de vigor en árboles subordinados vecinos y por tanto sobre su mortalidad, mientras que la relación inversa es escasamente significativa (Weiner, 1990).

El modo de regeneración de la especie juega un papel decisivo a la hora de explicar el patrón espacial, siendo típico en especies heliófilas un patrón asociado a espacios abiertos o claros en el dosel principal mientras que en especies esciófilas la regeneración tiene lugar de una forma continua bajo el dosel forestal (Veblen, 1992). Los bosques maduros están compuestos por grupos de árboles en distintas fases de madurez, los cuales forman un mosaico con una compleja estructura espacial (Koop & Hilgen, 1987; Oliver & Larson, 1996), dependiendo la esca-

la espacial de estos mosaicos del tipo de bosque. Estas agrupaciones pueden incluir desde pequeños grupos o árboles aislados hasta grandes superficies derivadas de perturbaciones a gran escala (Peterken, 1996).

Los principales objetivos de este trabajo son describir la estructura espacial de las poblaciones de roble (*Quercus robur* L.) y evaluar el papel que juegan la regeneración y la mortalidad en la formación y variación de sus patrones espaciales. Se comprueba la consistencia de las siguientes hipótesis nulas a partir de datos tomados en un bosque caducifolio del norte de España: (1) los robles pertenecientes a diferentes clases de tamaño están distribuidos al azar, (2) el tamaño de cualquier roble no guarda ningún tipo de relación con el tamaño de sus robles vecinos y (3) la mortalidad del roble tiene lugar de forma aleatoria y no relacionada con la competencia intraespecífica.

Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio se sitúa en la zona occidental de Cantabria (43°20'N, 4°18'O), dentro del grupo de montes Corona y del Parque Natural de Oyambre, entre las localidades de Comillas y Cabezón de la Sal. Se trata de un bosque de 190 ha de extensión con el roble pedunculado (*Quercus robur* L.) y el haya (*Fagus sylvatica* L.) como especies dominantes. Otras especies leñosas relevantes en la composición de este bosque son *Ilex aquifolium* L., *Salix atrocinerea* Brot., *Pyrus cordata* Desv., *Frangula alnus* Miller, *Corylus avellana* L., *Crataegus monogyna* Jacq. y *Malus sylvestris* Miller. Son frecuentes las plantas trepadoras *Lonicera periclymenum* L., *Smilax aspera* L. y *Hedera helix* L. En el sotobosque se encuentran *Daboecia cantabrica* (Hudson) C. Koch, *Ulex gallii* Planchon, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Ruscus aculeatus* L. y especies más estrictamente nemorales como *Anemone nemorosa* L. u *Oxalis acetosella* L. La abundante presencia de las especies *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L., *Teucrium scorodonia* L., *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin subsp. *henriquesii* (Degen) P. Silva y *Melampyrum pratense* L. nos permite asignarlo al sintáxon *Blechno-Quercetum roboris* subas. *fagetosum sylvaticae* (Díaz & Fernández, 1994; Tüxen & Oberdorfer, 1958).

Este bosque se asienta sobre suelos de tipo lehm arenoso (Gutián et al., 1985) desarrollados a partir de sustratos de areniscas, arcillas y limos formados en el cretácico inferior (IGME, 1976). Se encuentra localizado en una ladera orientada al Norte-Noreste con pendientes del 8 al 50% y altitudes que van de 40 a 240 m snm. El clima es Atlántico con una precipitación anual de 1400 mm m² y una temperatura media anual de 13.5 °C.

Muestreo

Dentro del bosque fueron establecidas dos parcelas rectangulares, C1 y C4, con una superficie de 0.25 y 0.55 ha, respectivamente, seleccionadas en base a su

composición en cuanto a especies, tamaños y presencia de individuos muertos. Todos los árboles vivos y muertos con un DAP (diámetro del tronco a 1.3 m sobre el suelo) mayor o igual a 2 cm fueron marcados, localizados espacialmente y medido su DAP. La localización espacial se realizó dividiendo cada parcela en cuadrículas de 10 m \times 10 m y midiendo las coordenadas individuales dentro de estas cuadrículas, con una precisión de 0.1 m. Únicamente se midió el DAP del mayor de los troncos en los escasos individuos multifustales existentes. Cada vástago aparentemente independiente fue considerado como un individuo. Se tuvieron en cuenta sólo aquellos ejemplares muertos que pudieron ser asignados a un determinado táxon a través de las características de su corteza o madera.

A partir de las características estructurales actuales, de la datación visual de muestras de madera y de fotografías aéreas del año 1953, podemos describir escuetamente ciertos aspectos de la historia de las parcelas estudiadas. La parcela C1 presenta escasos árboles maduros de roble y haya y abundante regeneración, por lo que la inmensa mayoría de los árboles pertenecen a cohortes recientemente establecidas. Esta parcela presentaba en el año 1953 un aspecto de bosque adhesionado muy abierto con grandes árboles aislados, estructura probablemente derivada de un intenso aprovechamiento ganadero. La regeneración del roble en C1 se ha producido en forma de pequeños grupos y árboles aislados que han colonizado secuencialmente el espacio abierto. La parcela C4 es de bosque maduro, con buena representación de árboles viejos y abundante regeneración. Tanto las fotografías aéreas como la estructura actual de esta parcela indican que la densidad arbórea ha sido elevada a lo largo de los últimos decenios.

Análisis estadístico

El análisis del patrón espacial univariable fue realizado mediante la función K de Ripley (Haase, 1995; Upton & Fingleton, 1985). Esta función $K(t)$ refleja el tipo, escala e intensidad del patrón espacial que presenta una serie de puntos mediante el cómputo del número de puntos vecinos que se encuentran dentro de un círculo de radio t centrado en cada uno de los puntos. El análisis del patrón espacial bivariable fue realizado mediante la extensión bivariable de la función K de Ripley (Upton & Fingleton, 1985). Esta función $K_{12}(t)$ indica el tipo, escala e intensidad de la interacción espacial existente entre dos series de puntos mediante el cómputo del número de puntos de tipo 2 que se encuentran dentro de un círculo de radio t centrado en cada uno de los puntos de tipo 1. Tanto para el análisis espacial univariable como para el bivariable, el estadístico fue calculado cada 1 m y para un valor máximo de t igual a 25 m y sólo fueron analizados grupos compuestos por al menos 10 individuos.

La hipótesis de distribución espacial aleatoria fue comprobada mediante la simulación de las coordenadas correspondientes a series aleatorias de puntos del mismo tamaño que cada una de las series analizadas. El análisis univariable de 20 simulaciones permitió obtener intervalos de confianza del 95% a partir de los valores máximo y mínimo de $K(t)$ para cada valor de t . La hipótesis de distribución

espacial independiente fue comprobada mediante la traslación toroidal aleatoria de la serie de puntos de tipo 2 respecto a la serie de puntos de tipo 1 (Upton & Fingleton, 1985). El análisis bivariable de 20 simulaciones permitió obtener intervalos de confianza del 95% delimitados por los valores máximo y mínimo de $K_{12}(t)$ para cada valor de t . La hipótesis de mortalidad aleatoria fue comprobada mediante la simulación de mortalidad dentro de la supuesta población inicial formada por el conjunto de individuos vivos y muertos (Duncan, 1991; Kenkel, 1988). A partir de cada población fueron seleccionados al azar dos grupos de individuos de igual tamaño que los grupos de individuos vivos y muertos de la población real. Mediante el análisis univariable y bivariable de los grupos obtenidos en 20 simulaciones, fueron construidos intervalos de confianza del 95% para la hipótesis de mortalidad aleatoria.

Los resultados obtenidos fueron transformados en la función $L(t) = [K(t)/\pi]^{1/2}$ en el caso de análisis univariable y $L_{12}(t) = [K_{12}(t)/\pi]^{1/2}$ en el caso de análisis bivariable. La interpretación de los resultados se realizó representando gráficamente $L(t)-t$ o $L_{12}(t)-t$ frente a t . Esta transformación ajusta la hipótesis nula al valor cero y estabiliza la varianza, facilitando la interpretación de los resultados. En el caso del análisis univariable, si la función empírica es significativamente mayor que cero existe agregación, si es significativamente menor que cero hay regularidad. En el caso del análisis bivariable, si la función empírica es significativamente mayor que cero hay atracción, si es significativamente menor que cero existe repulsión. La desviación de las funciones empíricas respecto de los intervalos de confianza fue calculada aplicando la transformación $W(t)$ (Szwagrzyk & Czerwczak, 1993).

La distribución espacial de la variable DAP dentro de cada serie de puntos fue analizada mediante la desviación normal estándar $z(d)$ del coeficiente de autocorrelación espacial $I(d)$ de Moran (Upton & Fingleton, 1985). El cálculo fue realizado para clases de distancia de 2.5 m de amplitud y sólo fueron tenidos en cuenta los resultados obtenidos a partir de clases de distancia con al menos 20 pares de árboles vecinos (Duncan & Stewart, 1991). La hipótesis de autocorrelación espacial nula fue comprobada por medio de los intervalos de confianza del 95% para una distribución normal estándar. Valores de $z(d)$ mayores de 1.96 indican autocorrelación positiva, mientras que los menores de -1.96 indican autocorrelación negativa. La prueba de significación global para cada correlograma fue realizada comprobando si al menos un valor es significativo al nivel de significación $0.05/k$, de acuerdo con el criterio de Bonferroni para pruebas múltiples, siendo k el número de clases de distancia analizadas (Duncan & Stewart, 1991; Legendre & Fortin, 1989). En el caso en que el correlograma presenta autocorrelación positiva para clases de distancia pequeñas, se procedió a la agrupación de árboles de tamaño y localización espacial similares. Para ello fue utilizada una medida de asociación que refleja tanto proximidad espacial como semejanza en los diámetros de cada par de individuos (Duncan & Stewart, 1991). Calculando esta medida de asociación para todos los pares de árboles fue construida una matriz simétrica a la cual se aplicaron los análisis de escala multidimensional no métrica y dendrograma jerárquico aglomerativo.

Resultados

Las poblaciones completas de roble fueron divididas en cuatro clases de tamaño con objeto de efectuar los análisis espaciales de forma estratificada (tabla 1). En la parcela C1 la mayoría de los robles vivos tienen entre 10 y 30 cm de DAP, siendo muy escasos los robles con menos de 10 cm de DAP. En la parcela C4, sin embargo, la mayoría de los robles vivos tienen menos de 10 cm de DAP. El número de robles muertos existentes es 29 en C1 y 24 en C4, predominando en ambas parcelas la mortalidad en las clases de tamaño menores. En C4 hay dos robles muertos dentro de la clase de tamaño más grande (tabla 1). Las clases de tamaño comprendidas entre los 2 y 30 cm de DAP presentan predominantemente una distribución espacial en agregados tanto en la población de roble de C1, en la cual únicamente la clase de tamaño 3 presenta al menos 10 individuos, como en la población de C4 (figura 1). Sin embargo, la clase de tamaño formada por los árboles con un DAP mayor de 30 cm presenta un patrón espacial aleatorio en ambas poblaciones de roble (figura 1).

Los correlogramas para la distribución espacial del DAP en ambas poblaciones de roble son altamente significativos de forma global (figura 2a y b). Sin embargo, sólo en la parcela C4 las cuatro primeras clases de distancia, de 0 a 10 m, presen-

Tabla 1. Composición de las poblaciones de roble existentes en dos parcelas estudiadas en monte Corona, Cantabria. Se indica el número de árboles vivos y muertos por hectárea, con DAP mayor o igual a 2 cm, dentro de cada población fraccionada en cuatro clases de tamaño.

Clase de tamaño	Rango de DAP (cm)	Parcela			
		C1		C4	
		Vivos	Muertos	Vivos	Muertos
1	2 - 4.9	12	20	49	36
2	5 - 9.9	12	60	36	4
3	10 - 29.9	112	36	24	0
4	30 - 130	40	0	33	4
Total		176	116	142	44

Tabla 2. Mortalidad, DAP medio y rango de DAP para los grupos de robles identificados en la parcela C4, monte Corona, Cantabria. Estos grupos están compuestos por árboles con diámetro y localización espacial similares. N: número total de árboles dentro de un grupo.

Grupo de árboles	N	Núm. de árboles muertos	DAP medio \pm error típico (cm)	Rango de DAP (cm)
1	21	6	9.2 \pm 1.6	2.0 - 25.8
2	10	0	59.2 \pm 3.3	39.5 - 71.3
3	59	16	5.1 \pm 0.4	2.0 - 13.4
4	10	2	71.5 \pm 5.6	38.3 - 97.9

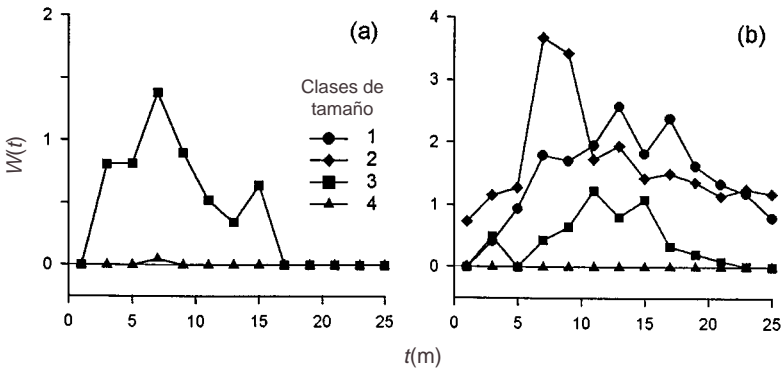


Figura 1. Desviación $W(t)$ de las funciones empíricas $L(t)-t$ respecto del intervalo de confianza del 95% para la hipótesis de distribución espacial aleatoria de roble en las parcelas C1 (a) y C4 (b), monte Corona, Cantabria. Valores positivos: patrón espacial en agregados. Cero: patrón espacial aleatorio.

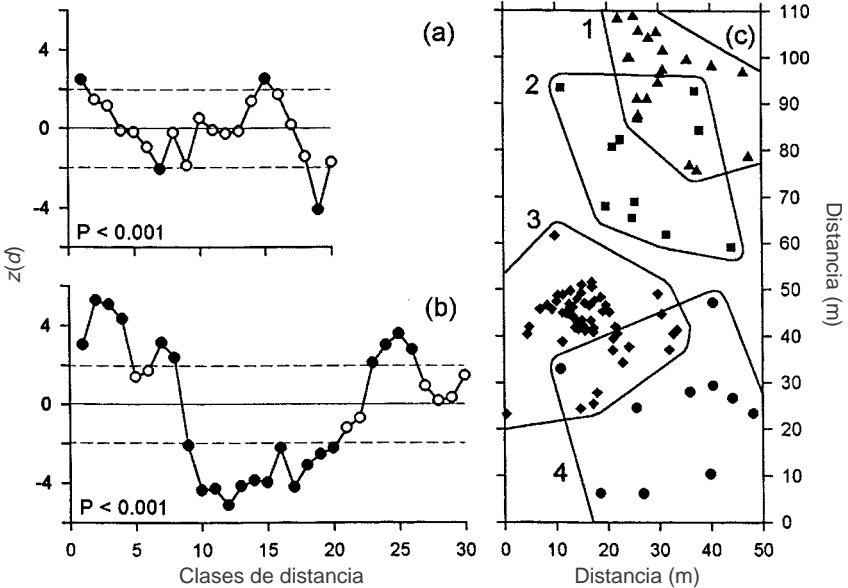


Figura 2. Correlogramas espaciales para la variable DAP de roble en las parcelas C1 (a) y C4 (b), monte Corona, Cantabria. Se representa la desviación normal estándar $z(d)$ del coeficiente I de Moran para clases de distancia de 2.5 m de amplitud, indicándose el nivel de significación global de cada correlograma. Puntos sólidos: autocorrelación espacial significativa al nivel 0.05. Disposición espacial de los grupos de roble en la parcela C4 (c), los cuales se corresponden con los detallados en la tabla 2.

tan autocorrelación espacial positiva indicando la existencia de una semejanza en los diámetros de árboles vecinos a esta escala espacial (figura 2b). Además, el correlograma de roble en C4 refleja autocorrelación positiva en las clases de distancia 7 y 8 (17.5 y 20 m) y de la 23 a 26 (57.5 a 65 m), y autocorrelación negativa desde la clase de distancia 9 hasta la 20 (22.5 a 50 m). Fueron identificados en este caso los grupos compuestos por árboles de tamaños semejantes, distinguiéndose cuatro grupos de robles en C4 (figura 2c y tabla 2), dos de ellos formados por árboles con grandes diámetros, con medias próximas a 60 y 70 cm de DAP y que incluyen a solo dos árboles muertos en el grupo 4. Los otros dos grupos están formados por robles de pequeño diámetro, con medias sobre los 5 y 9 cm de DAP, y dentro de los cuales se produce la mayoría de la mortalidad con 6 y 16 árboles muertos en los grupos 1 y 3, respectivamente. El rango de la variable DAP para cada uno de estos grupos no se solapa con el de grupos adyacentes (tabla 2) y la delimitación espacial de cada uno de ellos es muy clara y presentan poco solapamiento entre sí (figura 2c).

Los robles vivos en la parcela C1 se distribuyen en agregados para las distancias de 3 a 11 m y de 19 a 25 m, mientras que su patrón espacial no difiere del esperado bajo mortalidad aleatoria (figura 3a). La interacción espacial entre robles

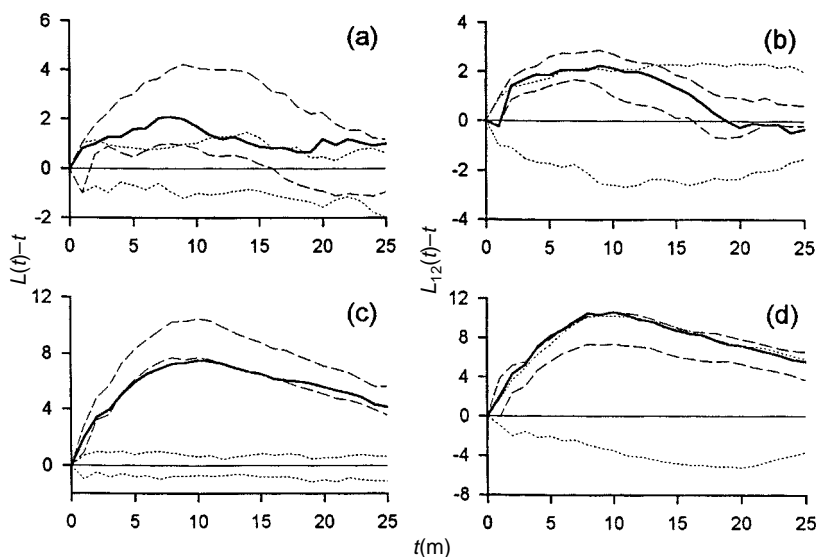


Figura 3. Análisis espacial de la mortalidad para el roble en las parcelas C1 y C4, monte Corona, Cantabria. Análisis univariable del patrón espacial de los árboles vivos en C1 (a) y en C4 (c). Análisis bivariable de la interacción espacial existente entre árboles vivos y muertos en C1 (b) y C4 (d). Líneas punteadas: intervalo de confianza del 95% para las hipótesis de aleatoriedad espacial (univariable) o independencia (bivariable). Líneas a trazos: intervalo de confianza del 95% para la hipótesis de mortalidad aleatoria.

vivos y muertos en C1 es de atracción desde 3 a 6 m y desde 9 a 10 m, de independencia en el resto. Para las distancias de 1 m y de 24 a 25 m su patrón bivariado indica repulsión respecto del esperado bajo mortalidad aleatoria (figura 3b), no difiriendo de este para el resto de distancias analizadas. Los robles vivos de la parcela C4 se distribuyen en agregados para todo el rango de distancias analizado y presentan una distribución más regular que la esperada bajo mortalidad aleatoria para distancias de 4 a 13 m (figura 3c). La interacción espacial entre robles vivos y muertos en C4 es de atracción espacial de 1 a 11 m, mientras que existe una atracción mayor que la esperada bajo mortalidad aleatoria desde 4 hasta 9 m (figura 3d).

Discusión

La existencia de una distribución en agregados para las clases de tamaño pequeñas y de un patrón aleatorio para la clase de tamaño mayor en el roble está en consonancia con los resultados obtenidos en este sentido en otros tipos de bosques (Nakashizuka & Numata, 1982; Taylor et al., 1996; Veblen et al., 1980). Los resultados de estos trabajos y del presente demuestran que el patrón espacial mayoritario para los árboles pertenecientes a la clase de diámetro mayor es el aleatorio. Esto no significa que los procesos que operan sobre las poblaciones de árboles son estocásticos, pues es probable que no se vean reflejados con todo su significado en los patrones de distribución espacial (Szwagrzyk & Czerwczak, 1993). De hecho, es incorrecto deducir una relación de independencia entre los individuos a partir de un patrón aleatorio, ya que este tipo de patrón deriva espontáneamente de un patrón inicial en agregados en el cual ha tenido lugar un proceso de autoatenuación (Leps & Kindlmann, 1987).

En un bosque maduro formado por individuos de diversas edades y tamaños, a medida que un árbol se hace dominante en el dosel forestal aumenta el espacio que ocupa y su capacidad para seguir creciendo, mientras que cuando un árbol alcanza la categoría de subordinado se encuentra confinado en un espacio constante o incluso cada vez más reducido (Oliver & Larson, 1996). Los patrones espaciales de los árboles dominantes y subordinados son divergentes en este sentido, predominando un patrón aleatorio o regular para árboles dominantes, usualmente con grandes diámetros, y un patrón en agregados para los subordinados, pertenecientes a clases de diámetro menores (Moeur, 1993; Ward et al., 1996).

La disponibilidad de espacio abierto no parece haber sido un factor limitante para el establecimiento del roble en la parcela C1 ya que los robles requieren unos niveles mínimos de luminosidad para su regeneración (Abrams, 1992) siendo *Quercus robur* incapaz de establecerse a la sombra de otros árboles en el bosque estudiado. La escasa organización que presenta la población de roble en C1 queda de manifiesto en la ausencia de estructura espacial en el correlograma. Los tamaños se encuentran distribuidos al azar, sin disposición organizada reconocible, derivada probablemente del ambiente abierto existente en el pasado en esta parcela y de la colonización secuencial de este espacio por parte del roble y otras especies pioneras como *Salix atrocinerea*, *Pyrus cordata* o *Frangula alnus*.

El tipo de análisis espacial de la mortalidad utilizado en este trabajo fue diseñado originariamente para contrastar los efectos que produce la competencia intraespecífica sobre la evolución del patrón espacial durante el proceso de autoatenuación, en parcelas monoespecíficas compuestas por una única cohorte (Kenkel, 1988). La casi inexistente atracción espacial entre robles vivos y muertos en la parcela C1 es indicativa de una muy escasa competencia intraespecífica y/o de que dos fases competitivas distintas contrarrestan sus efectos. Los grupos de árboles muertos alternantes con árboles vivos producirían repulsión entre ambos, pero la competencia unilateral conllevaría atracción puesto que para que un árbol subordinado muera tiene que estar próximo a un árbol competitivamente superior, de forma que la coexistencia de ambas fases anularía sus efectos (Kenkel, 1988). Sin embargo, lo más probable es que la mortalidad de roble en la parcela C1 esté en gran parte condicionada por competencia con otras especies, ya que un patrón aleatorio de mortalidad es indicativo de escasa competencia intraespecífica (Duncan, 1991). Así pues, cuando la mortalidad está fundamentalmente causada por factores distintos a la competencia intraespecífica, no existe una interacción significativa entre robles vivos y muertos y el resultado es un patrón de mortalidad aleatorio para esta especie.

La forma del correlograma de distribución del tamaño de roble en la parcela C4, con autocorrelación positiva a pequeña y gran escala espacial y autocorrelación negativa a escala intermedia, indica la existencia de grupos de árboles con diámetros similares que se encuentran replicados en el espacio (Legendre & Fortin, 1989), como es evidente en la disposición espacial de los grupos identificados. Este patrón es propio de una regeneración asociada a «fase de claro» con establecimiento de cohortes diferentes en espacios claramente delimitados y derivados de la formación de claros en el dosel forestal (Veblen, 1992). El factor limitante para el establecimiento del roble en la parcela C4 es la disponibilidad de espacios abiertos, formándose como consecuencia una evidente estructura espacial en su población. La población de roble que forma parte de este bosque maduro presenta una organización espacial que refleja la existencia de grupos de árboles en distintas etapas de desarrollo, desde fases juveniles con densos grupos de pequeños árboles y mortalidad dependiente de la densidad, hasta fases maduras con grandes árboles espaciados y mortalidad por senescencia (Koop & Hilgen, 1987; Oliver & Larson, 1996).

En la parcela C4, la mortalidad de roble no presenta un patrón aleatorio para distancias intermedias, distinguiéndose un patrón regular de pequeña intensidad para los robles vivos y una atracción espacial poco intensa entre robles vivos y muertos, respecto de lo esperado bajo mortalidad aleatoria. Estos resultados indican que la competencia intraespecífica tiene cierta importancia a la hora de explicar el patrón de mortalidad del roble en C4, ya que un efecto competitivo puede ser inferido cuando el patrón de los individuos supervivientes es más regular que lo esperado si la mortalidad se produjese de forma aleatoria (Kenkel, 1988). La mortalidad deriva probablemente de la gran densidad alcanzada dentro de los grupos de árboles de pequeño tamaño, aunque el análisis no refleja la existencia de competencia a pequeña escala espacial, como sería de esperar si la mortalidad

estuviese causada por competencia intraespecífica ejercida localmente (Kenkel, 1988). Este hecho se explica teniendo en cuenta que el análisis se fundamenta en la simulación de mortalidad dentro de la población completa, incluyendo en este caso a los grupos de árboles maduros. La ausencia de un patrón significativamente alejado de la mortalidad aleatoria en distancias pequeñas puede deberse a que la simulación de mortalidad en los grupos de árboles maduros atenúa el efecto local que significa la competencia entre robles vecinos dentro de los grupos de árboles pequeños.

Conclusiones

Los robles con diámetros menores de 30 cm presentan un patrón predominante en agregados mientras que la clase de tamaño mayor se distribuye de forma aleatoria. Este patrón aleatorio podría derivar de forma natural de patrones iniciales en agregados, como consecuencia de procesos de autoatenuación.

La disponibilidad de espacio no es un factor limitante a la hora de explicar el establecimiento de la población de roble existente en un antiguo bosque adhesionado, por lo que la población de esta especie presenta un escaso grado de organización espacial. La mortalidad de roble en este caso parece estar causada por factores distintos que la competencia intraespecífica.

La población de roble que forma parte de un bosque maduro presenta una estructura espacial altamente organizada que refleja la existencia de grupos de árboles en distintas etapas de desarrollo. Este tipo de organización deriva de la existencia de una limitación de espacios abiertos aptos para el establecimiento del roble, con regeneración asociada a «fase de claro». La elevada densidad existente dentro de los apretados grupos de árboles pequeños tiene como consecuencia un efecto significativo de la competencia intraespecífica sobre la mortalidad del roble en la parcela de bosque maduro.

Agradecimientos

La junta vecinal de Caviedes concedió el permiso necesario para la realización del trabajo de campo y Richard Duncan y Melinda Moeur aportaron sus programas de análisis espacial.

Bibliografía

- Abrams, M.D. 1992. Fire and the development of oak forests. *BioScience* 42: 346-353.
- Díaz, T.E.; Fernández, J.A. 1994. La vegetación de Asturias. *Itinera Geobot.* 8: 243-528.
- Duncan, R.P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *J. Ecol.* 79: 1073-1084.
- Duncan, R.P.; Stewart, G.H. 1991. The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Can. J. Forest Res.* 21: 1703-1710.
- Gutián, F.; Carballas, T.; Díaz-Fierros, F.; Plata, M. 1985. Suelos naturales de Cantabria. CSIC, Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia. Santiago de Compostela.

- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* 6: 575-582.
- IGME. 1976. Comillas. Mapa Geológico de España, E. 1:50.000. Ministerio de Industria, Servicio de Publicaciones. Madrid.
- Kenkel, N.C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Koop, H.; Hilgen, P. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecol. Manage.* 20: 135-150.
- Legendre, P.; Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Leps, J.; Kindlmann, P. 1987. Models of the development of spatial pattern of an even-aged plant population over time. *Ecol. Model.* 39: 45-57.
- Long, J.N.; Smith, F.W. 1984. Relation between size and density in developing stands: a description and possible mechanisms. *Forest Ecol. Manage.* 7: 191-206.
- Moeur, M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Sci.* 39: 756-775.
- Nakashizuka, T.; Numata, M. 1982. Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap. J. Ecol.* 32: 57-67.
- Oliver, C.D.; Larson, B.C. 1996. *Forest Stand Dynamics*. Update Edition. Wiley and Sons. New York.
- Peterken, G.F. 1996. *Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Puntieri, J.G. 1993. The self-thinning rule: bibliography revision. *Preslia, Praha* 65: 243-267.
- Szwagrzyk, J.; Czerwczak, M. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of east-central Europe. *J. Veg. Sci.* 4: 469-476.
- Taylor, A.H.; Zisheng, Q.; Jie, L. 1996. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. *Vegetatio* 124: 25-38.
- Tüxen, R.; Oberdorfer, E. 1958. Die Pflanzenwelt Spaniens. II Teil. Eurosibirische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens. *Veröff. Geobot. Institut. Rübel* 32: 1-328.
- Upton, G.J.; Fingleton, B. 1985. *Spatial Data Analysis by Example. Vol. 1. Point Pattern and Quantitative Data*. Wiley and Sons. Chichester.
- Veblen, T.T. 1992. Regeneration dynamics. En: Glenn-Lewin, D.C.; Peet, R.K.; Veblen, T.T. (eds.). *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall. London, p. 152-187.
- Veblen, T.T.; Schlegel, F.M.; Escobar, B. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *J. Ecol.* 68: 1-31.
- Ward, J.S.; Parker, G.R.; Ferrandino, F.J. 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecol. Manage.* 83: 189-202.
- Weiner, J. 1984. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *J. Ecol.* 72: 183-195.
- 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol. Evol.* 5: 360-364.