

ANÁLISIS ESTRUCTURAL Y DENDROECOLÓGICO DEL ROBLE (*QUERCUS ROBUR*) EN LAS CARBAYEDAS DE TRAGAMÓN Y LA ISLA, GIJÓN (ASTURIAS)

VICENTE ROZAS

RESUMEN

En este trabajo se describen las distribuciones de tamaño y edad de las poblaciones de roble (*Quercus robur* L.) en las carbayedas de Tragamón y La Isla, viejos bosques adehesados compuestos por robles desmochados próximos a Gijón, Asturias. También se aplican técnicas dendroecológicas para la reconstrucción de la historia del manejo de estas carbayedas y el análisis de la respuesta climática de las distintas clases de edad del roble. Las distribuciones de tamaño fueron unimodales con escasez de árboles pequeños, o bien bimodales con representación de individuos pequeños, según el área considerada. Las distribuciones de edad mostraron tres evidentes generaciones de robles: jóvenes (<50 años), maduros (150–200 años) y viejos (>250 años). Los intervalos entre desmoches consecutivos aumentaron desde mediados del siglo XVIII hasta finales del XX y el número medio de desmoches por año disminuyó significativamente. La frecuencia e intensidad de los desmoches disminuyó drásticamente desde principios del siglo XX. Entre el 52 y el 60% de la variación en el crecimiento del roble fue explicado por el clima a lo largo del período 1940-1998. Las correlaciones entre el crecimiento radial y el clima mostraron que existe una respuesta climática diferencial dependiente de la edad de los árboles. El crecimiento de los robles jóvenes estuvo principalmente limitado por las elevadas temperaturas en agosto, mientras que el crecimiento de los robles maduros y viejos mostró una respuesta negativa a las temperaturas invernal y estival y una respuesta positiva a la precipitación estival. Esta respuesta diferencial podría ser una consecuencia de cambios fisiológicos relacionados con el aumento de la edad de los árboles. Los resultados obtenidos aportan información para la elaboración de planes de recuperación y manejo de los bosques adehesados de robles, cuya aplicación resulta esencial para preservar su peculiar estructura y su gran valor histórico y ambiental.

Palabras clave: Estructuras de tamaño y edad, anillos de crecimiento, liberaciones y supresiones del crecimiento, respuesta climática, *Quercus robur*, España.

SUMMARY

The size and age distributions of oak (*Quercus robur* L.) populations in Tragamón and La Isla, old-growth pollarded woodlands near Gijón, Asturias, northern Spain, are described. Dendroecological techniques are also used in order to reconstruct the management history and to study the climatic response of the different age classes of oak. Size distributions in different

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas. Universidad de Oviedo. c/ Catedrático Rodrigo Uría s/n. 33071 Oviedo. España. E-mail: vrozas@correo.uniovi.es

Recibido: 08/01/2003.

Aceptado: 14/04/2004.

sectors of these woodlands were bell-shaped with a lack of minor stems, or bimodal including small trees. Three main oak cohorts were found: juveniles (<50 years old), mature trees (150-200 years old) and old-growth trees (>250 years old). Mean pollarding intervals increased through time, and the mean number of suppressions per year had significantly decreased. Pollarding frequency and intensity had declined since the early 20th century, suggesting a significant reduction of the pollarding practice. Between 52 to 60% of ring-width variance was explained by climatic fluctuations in the period 1940-1998. Correlations between growth data and climate data showed age-specific responses to climate. Radial growth of young oaks was mainly limited by temperature in August, while mature and old-growth oaks showed a negative response to winter and summer temperatures and a positive one to summer precipitation. This variability could be explained by physiological changes related to tree ageing. The results obtained from this study have significant connotations regarding the conservation and management of formerly pollarded woodlands, which are essential to preserve their peculiar structure and their historical and environmental importance.

Key words: Size and age structures, tree rings, growth releases and suppressions, climatic response, *Quercus robur*, Spain.

INTRODUCCIÓN

El desmoche de los árboles en bosques adehesados es un sistema tradicional de manejo de los bosques caducifolios en Europa central y occidental (ELLENBERG 1988; RODWELL 1991). Los bosques adehesados están normalmente compuestos por árboles capaces de establecerse, crecer y sobrevivir en espacios abiertos usados para el pastoreo del ganado, los cuales proporcionan combustible, madera, forraje y frutos apropiados para la alimentación del ganado. La madera utilizada directamente como leña, o bien para la elaboración de carbón vegetal, es obtenida podando las copas de los árboles a una altura de 2 a 3 m, los cuales responden produciendo nuevos brotes fuera del alcance del ganado. Los árboles desmochados normalmente desarrollan con los años troncos gruesos y huecos, y suelen ser muy longevos debido a una escasa competencia con los árboles vecinos y a que las copas no presentan un gran peso que facilite el desarraigo o el colapso de los individuos maduros (PETERKEN 1996).

Los más extensos ejemplos de bosques adehesados persisten en la región Mediterránea occidental, los llamados «montados» en Portugal y dehesas en España, compuestos por diversas especies perennifolias y caducifo-

lias, los cuales cubren más de 3 millones de hectáreas en la Península Ibérica (PULIDO *et al.* 2001). Sin embargo, el área ocupada por los bosques adehesados en la Europa atlántica y central, compuestos principalmente por especies caducifolias como robles, hayas, fresnos o castaños, se ha reducido progresivamente desde el medievo como consecuencia del cese del manejo tradicional, el cambio de la utilización de la tierra para crear campos de cultivo y plantaciones forestales, o a causa de la transformación natural en un bosque denso como consecuencia del abandono (KIRBY *et al.* 1995; PETERKEN 1996).

En las regiones atlánticas del norte de España se conservan algunos raros fragmentos de bosques adehesados debido a su preservación en parques privados, terrenos comunales o arboledas rurales. Estas poblaciones de viejos árboles desmochados tienen gran importancia como refugio para comunidades de organismos saproxílicos y epífitos, así como para especies de hongos micorrizógenos, aves y murciélagos que son raros o escasos en otros hábitats (MOE & BOTNEN 1997; HARDING & WALL 2000; RANIUS 2002). Las prácticas históricas de manejo y el ciclo de vida de los árboles bajo las condiciones particulares de los bosques adehesados, deberían ser investigados con el objeto de

diseñar políticas de conservación eficientes encaminadas al mantenimiento de los viejos árboles desmochados, y a la preservación de su particular estructura y su importancia ecológica.

El análisis de las series de crecimiento radial de los árboles se considera la herramienta más adecuada y eficaz para la investigación de los patrones de regeneración y para la reconstrucción de la historia del dosel en los bosques templados (FRITTS & SWETNAM 1989; LORIMER & FRELICH 1989; PAYETTE *et al.* 1990; NOWACKI & ABRAMS 1997). La reconstrucción del régimen de perturbación en bosques europeos mediante técnicas dendroecológicas se ha realizado en diversas ocasiones (CHERUBINI *et al.* 1996; BOSCH & GUTIÉRREZ 1999; HERRERA *et al.* 2001; ROZAS 2001a, 2001b; GÉNOVA & MARTÍNEZ-MORILLAS 2002; CAMARERO *et al.* 2003; MOTTA & GARBARINO 2003; ROZAS 2003b), pero estas técnicas nunca se han utilizado para reconstruir los sistemas de manejo en bosques adeshados.

Los anillos de crecimiento contienen información sobre las condiciones climáticas que afectan al crecimiento de los árboles y que influyen sobre la productividad de los bosques (FRITTS 1976). Un objetivo de la dendroclimatología consiste en la utilización de las anchuras de los anillos de crecimiento para obtener información sobre la variabilidad climática a largo plazo. Tradicionalmente se ha aceptado que la respuesta climática de los anillos de crecimiento es constante a lo largo de la vida de un árbol (FRITTS 1976), sin embargo, se ha constatado que la historia de un árbol afecta significativamente a su crecimiento y que la respuesta del crecimiento a la variabilidad climática puede ser dependiente de la edad de los árboles (COLENUTT & LUCKMAN 1991; SZEICZ & MACDONALD 1994).

En Europa, el roble pedunculado (*Quercus robur* L.) ha demostrado ser una especie adecuada para la realización de estudios dendrocronológicos. La respuesta de los anillos de crecimiento del roble a la variabilidad climática ha sido ampliamente estudiada a lo largo

del rango de distribución de esta especie en Europa (HUGHES *et al.* 1978; PILCHER & GRAY 1982; BEDNARZ & PTAK 1990; TESSIER *et al.* 1994). En la Península Ibérica, el estudio de los efectos del clima sobre el crecimiento radial del roble pedunculado también ha sido realizado en diversos trabajos (PÉREZ ANTELO & FERNÁNDEZ CANCIO 1995; GARCÍA GONZÁLEZ *et al.* 1997; PÉREZ ANTELO & FERNÁNDEZ CANCIO 1997; ROZAS 2001b; GARCÍA GONZÁLEZ & ECKSTEIN 2003). En el presente artículo se analizan la estructura y las series de crecimiento radial del roble pedunculado en las carbayedas de Tragamón y La Isla, próximas a Gijón, Asturias. Los objetivos de la investigación son: 1) describir las estructuras de tamaño y edad de las poblaciones de roble, 2) reconstruir la variación temporal en la frecuencia e intensidad de las supresiones y liberaciones bruscas del crecimiento y 3) diferenciar las variables climáticas que determinan en mayor medida el crecimiento radial en las diferentes clases de edad de los robles en Tragamón y La Isla. Se discuten también las implicaciones prácticas de los resultados obtenidos para la elaboración de planes de restauración o gestión con el objeto de preservar la estructura y el valor ambiental de este tipo de formaciones forestales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

La carbayeda de Tragamón se ubica próxima a la ciudad de Gijón (43°30' N, 05°31' O), sobre la llanura costera central de Asturias. Los suelos son pardos profundos, desarrollados sobre deposiciones aluviales cuaternarias que reposan sobre un basamento geológico de calizas y dolomias jurásicas (GUTIÁN *et al.* 1985). Existe un registro completo de temperatura y precipitación desde 1939 hasta 1998, obtenido a partir de la estación meteorológica de Gijón, localizada a 29 m snm y aproximadamente 2 km al noroeste de Tragamón. El clima es atlántico con inviernos templados y húmedos y períodos de sequía estival en años ocasionales.

Los registros de precipitación muestran un mínimo estival, de junio a agosto, y un máximo en otoño-invierno, de octubre a enero. Las temperaturas más elevadas ocurren en julio y agosto, mientras que las mínimas se registran de diciembre a febrero. La precipitación media anual es de 977 mm y la temperatura media anual es de 13,9 °C.

Tragamón es un parque de 4,8 ha de superficie, principalmente compuesto por el roble pedunculado, con algunas otras especies de árboles nativos o introducidos, como *Acer pseudoplatanus* L., *Castanea sativa* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Ilex aquifolium* L., *Laurus nobilis* L., *Prunus laurocerasus* L., *Quercus humilis* Mill. y *Taxus baccata* L. El parque está dividido por una carretera en dos partes denominadas Tragamón Sur y Tragamón Norte. Al noreste de Tragamón se encuentra el parque de La Isla, el cual está compuesto únicamente por robles. Tragamón constituye un ejemplo de bosque viejo adhesionado manejado históricamente mediante la técnica de desmochado, un tipo de formación forestal que es muy escasa en las regiones atlánticas de la Península Ibérica. Tragamón fue declarado recientemente Monumento Natural por las autoridades regionales del Principado de Asturias. Las carbayedas de Tragamón Norte y La Isla se encuentran actualmente incluidas en el Jardín Botánico Atlántico de Gijón.

Muestreo y trabajo de laboratorio

Todos los árboles vivos y muertos con un diámetro del tronco (medido a 1,3 m sobre el suelo) igual o mayor a 5 cm existentes en Tragamón fueron identificados y marcados con una referencia individual. Un 25% de la superficie de La Isla fue también muestreada, identificando y marcando todos los árboles vivos y muertos. Se midieron los diámetros del tronco y las alturas totales de todos los árboles marcados. Los robles adultos sin evidencias externas de pudrición del tronco fueron barrenados en otoño del año 2000 mediante barrenas de incremento manuales, para la

obtención de testigos de madera. Normalmente se extrajo un solo testigo por árbol a una altura de 100 cm sobre el suelo, pero en algunos pocos ejemplares fueron extraídos dos testigos. Una muestra aleatoria de 12 árboles jóvenes fueron también barrenados para la estimación de la edad y el análisis de las series de crecimiento radial.

Los testigos fueron secados al aire en una habitación ventilada, fijados sobre soportes de madera y pulidos con lijas de grano progresivamente más fino, hasta que los anillos de crecimiento fueron claramente visibles. Las anchuras de los anillos se midieron, bajo aumento mediante una lupa binocular, con una precisión de 0,01 mm mediante una plataforma digital de medición de incrementos conectada a un ordenador. Las series de anchuras de anillos fueron datadas siguiendo los procedimientos estándar (STOKES & SMILEY 1968). El programa informático COFECHA fue utilizado para detectar posibles errores de datación y medición por comparación con una serie de referencia (HOLMES 1983). La serie de referencia se calculó a partir de aquellas series de anchuras de anillos que no mostraron cambios bruscos en la tasa de crecimiento, inequívocamente correctamente sincronizadas y altamente correlacionadas entre sí. Todas las series de crecimiento que mostraron errores de datación y medición fueron revisadas y corregidas, en la medida de lo posible. Las series corregidas fueron consideradas para la realización de estimaciones de la edad y para su análisis dendroecológico. Sin embargo, únicamente aquellas series correctamente sincronizadas y que mostraron una elevada correlación con la serie de referencia (correlación global igual o mayor a 0,50) fueron consideradas para la realización de los análisis dendroclimáticos.

Estimación de la edad

En los testigos que mostraron la médula, la edad de los árboles fue estimada como el número de anillos presentes en los testigos,

obtenidos mediante datación cruzada. En los testigos que no alcanzaban la médula, pero mostraron los arcos de los anillos internos, la longitud del radio desconocido fue calculada utilizando un método gráfico basado en la convergencia de los radios del xilema en la médula (BOSCH & GUTIÉRREZ 1999; ROZAS 2003a). El número de anillos desconocidos fue estimado en este caso mediante la extrapolación de la tasa de crecimiento radial calculada a partir de los cinco anillos más internos existentes en el testigo. En testigos incompletos que no mostraron los arcos de los anillos internos, la longitud de radio se calculó como la diferencia entre el radio geométrico estimado del tronco y la longitud total del testigo. El número de anillos fue entonces estimado mediante la extrapolación de la tasa media de crecimiento de los 20 anillos más internos existentes en el testigo (ROZAS 2003a). En los árboles de los cuales no se extrajeron testigos y en aquellos de los cuales se extrajeron testigos no útiles para realizar estimaciones, la edad fue estimada a partir de su diámetro, usando las ecuaciones de regresión edad-diámetro derivadas de los árboles que proporcionaron testigos. Las ecuaciones fueron calculadas para tres cohortes diferentes de robles que mostraron rangos de edad no solapados, un procedimiento que proporciona estimaciones de la edad más precisas que las obtenidas a partir de ecuaciones calculadas para la población considerada globalmente (ROZAS 2003a).

Análisis dendroecológico

Las liberaciones y supresiones bruscas del crecimiento fueron definidas, respectivamente, como aumentos y disminuciones de al menos 100% en la tasa media de crecimiento, al ser comparados períodos consecutivos de 5 años. Para la detección de las liberaciones y supresiones, la fórmula de porcentaje de cambio en el crecimiento (*PCC*) definida por NOWACKI & ABRAMS (1997), se adaptó al caso particular de las señales de desmoche en las series de crecimiento radial en bosques ade-

hesados. Las liberaciones del crecimiento se detectaron mediante la fórmula $PCCI = [(M_2 - M_1)/M_1] \cdot 100$, mientras que para las supresiones del crecimiento se utilizó $PCCs = [(M_1 - M_2)/M_2] \cdot 100$, siendo M_1 y M_2 las tasas medias de crecimiento de los 5 años anteriores y posteriores, respectivamente. Para el cálculo de *PCC* en Tragamón, fueron comparados períodos de 5 años, a diferencia de los períodos de 10 años recomendados originalmente (NOWACKI & ABRAMS 1997). La consideración de períodos de 5 años para el cálculo de *PCC* fue debida a que, en estudios previos en otras localidades europeas, se han detectado intervalos de hasta 6 y 7 años entre desmoches sucesivos en un mismo árbol (PILCHER 1996; READ 2000), los cuales no serían detectados si estas fórmulas se calculasen comparando intervalos de 10 años.

En un ejemplo de la aplicación de las fórmulas *PCCI* y *PCCs* a una serie de crecimiento particular (figura 1), puede observarse cómo

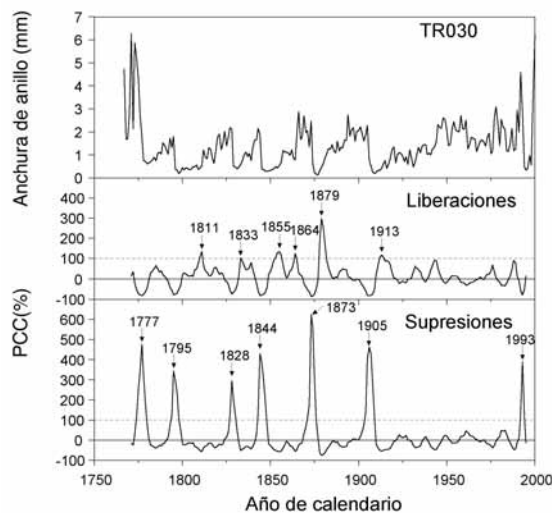


Figura 1 - Serie de crecimiento radial de roble representativa de los cambios bruscos de crecimiento detectados como liberaciones y supresiones por medio del filtro de porcentaje de cambio en el crecimiento (*PCC*). Los picos ascendentes con *PCC* > 100% fueron reconocidos como liberaciones o supresiones del crecimiento.

Figure 1 - A representative oak radial-growth series showing harsh growth changes identified as growth releases and suppressions by means of the percentage growth change (*PCC*) filter. Ascending peaks with *PCC* > 100% were identified as growth releases or suppressions.

los valores máximos mayores o iguales a 100% son considerados como años en los cuales ha tenido lugar una liberación o supresión brusca del crecimiento. Los evidentes picos observados en el caso de las supresiones serían indicativos de episodios de desmoche. Se consideraron años en los cuales tuvieron lugar eventos significativos de desmoche del arbolado, aquellos en los que al menos el 5% de los árboles muestreados presentaron supresiones del crecimiento. Se calculó un índice del cambio en el tiempo de la frecuencia de supresiones del crecimiento, dividiendo el número de eventos identificados en un período de 20 años por el número de testigos analizados en ese período (GUYETTE & CUTTER 1991). Este índice proporciona una estimación relativa de la variación en el número de desmoches por árbol.

Análisis dendroclimático

Los árboles seleccionados para su estudio dendroclimático fueron agrupados en tres clases de edad, de acuerdo con su edad estimada en el año 2000. Para cada clase de edad se elaboró una cronología utilizando el programa informático ARSTAN (COOK & HOLMES 1996), diseñado para eliminar la variación no debida al clima que se encuentra en toda serie de crecimiento radial. Cada serie de anchura de anillos fue estandarizada utilizando el siguiente procedimiento: primero se aplicó un modelo lineal o exponencial negativo para eliminar la tendencia biológica de las series, y luego un modelo *spline* cúbico de 128 años el cual es mucho más flexible y reduce la variación debida a perturbaciones y cambios bruscos del crecimiento resultantes de señales no climáticas. El *spline* cúbico utilizado preserva el 99% de la varianza para períodos menores de 40 años, y el 80% de la varianza para períodos menores de 90 años (COOK & PETERS 1981). Los índices de crecimiento obtenidos fueron promediados en cronologías estándar mediante el cálculo de una media robusta de

doble pesado, la cual elimina mucha de la varianza no común a las muestras que se encuentra en las series de crecimiento individuales en forma de valores extremos. Las cronologías estándar presentan valores elevados de autocorrelación serial, lo cual impide su utilización en análisis estadísticos que requieren observaciones independientes. Por tanto, se realizó el modelado autorregresivo de la cronología estándar, el cual elimina gran parte de la variación de baja frecuencia y resalta la señal común entre todas las series de crecimiento, proporcionando una cronología residual. Esta cronología residual normalmente muestra una escasa autocorrelación serial y una correlación más elevada con la variabilidad climática interanual. Por lo tanto, las cronologías residuales obtenidas para cada clase de edad fueron utilizadas para el análisis de la respuesta climática.

La relación entre el crecimiento radial de los robles de Tragamón y la variabilidad climática fue calculada para el período 1940-1998, tomando los registros de temperatura media mensual y precipitación total mensual como predictores climáticos, y los índices de crecimiento de las cronologías residuales como variables dependientes. Para definir los predictores climáticos fue seleccionado un intervalo de 15 meses, desde junio del año anterior al crecimiento hasta agosto del año en que tuvo lugar el crecimiento. Se calcularon los coeficientes de correlación entre los índices de crecimiento y cada una de las variables climáticas, los cuales fueron utilizados para elaborar las funciones de correlación (BLASING *et al.* 1984). Un análisis de regresión múltiple entre los índices de crecimiento y las variables climáticas se realizó únicamente para conocer el porcentaje de variación del crecimiento explicado por la variabilidad climática de forma global en cada una de las clases de edad de los robles. Estos cálculos se realizaron mediante el programa informático PRECONK versión 5.11, desarrollado por H.C. Fritts (Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona).

RESULTADOS

Estructura de las poblaciones

La densidad total fue próxima a 50 árboles ha⁻¹ en Tragamón Sur, 103 árboles ha⁻¹ en Tragamón Norte y 200 árboles ha⁻¹ en La Isla (tabla 1). El área basal total alcanzó valores de 34 y 38 m² ha⁻¹ en Tragamón Sur y Norte, respectivamente, y 54 m² ha⁻¹ en La Isla. De los 54 robles existentes en Tragamón Sur se pudieron obtener únicamente 20 testigos apropiados para la estimación de la edad y el análisis dendroecológico. Los 181 robles existentes en Tragamón Norte proporcionaron solo 39 testigos completos, mientras que de 70 robles existentes en La Isla se pudieron estudiar 59 testigos (tabla 1). El diámetro medio de los robles fue significativamente mayor en Tragamón Sur que en Tragamón Norte y La Isla (prueba de Kruskal-Wallis: $H = 49,55$; g.l. = 2; $P < 0,001$). En Tragamón se registraron diámetros mayores que 170 cm, mientras que el mayor diámetro registrado en La Isla fue de 97,7 cm (tabla 1). La altura media de los robles fue significativamente mayor en La Isla que en Tragamón ($H = 18,79$; g.l. = 2; $P < 0,001$), pero el roble más alto se encontró en Tragamón Norte, el cual mostró una altura total de 27,9 m (tabla 1). La edad media de los robles fue significativamente

mayor en Tragamón Sur y menor en La Isla ($H = 27,85$; g.l. = 2; $P < 0,001$), con edades máximas estimadas de unos 499 años en Tragamón Sur, 464 años en Tragamón Norte y 323 años en La Isla (tabla 1).

Tanto en Tragamón Sur como en La Isla no se encontraron robles de pequeño diámetro, mostrando el diámetro una distribución unimodal, mientras que en Tragamón Norte los robles de pequeño tamaño fueron relativamente abundantes, mostrando una distribución bimodal del diámetro con sendos picos en 10-30 cm y en 60-90 cm (figura 2). Las distribuciones de altura de todas las poblaciones de roble estudiadas, sin embargo, fueron unimodales, relativamente amplia en el caso de Tragamón Norte, o relativamente restringidas en los casos de Tragamón Sur y La Isla (figura 2). La mayoría de robles en Tragamón fueron individuos maduros con una edad superior a 250 años, mostrando una distribución de edad descendente hasta alcanzar edades máximas próximas a 500 años (figura 2). En Tragamón Sur solo se registraron dos robles con una edad inferior a 125 años, mientras que en Tragamón Norte fueron abundantes los robles con una edad inferior a 50 años. Por otra parte, en La Isla se encontraron predominantemente robles con entre 150 y 200 años de edad, mientras que no se registraron

	Tragamón Sur	Tragamón Norte	La Isla
Area (ha)	1,45	2,34	0,98
Densidad total (ha ⁻¹)	50,30	103,40	200,00
Densidad relativa de roble (%)	73,90	74,80	100,00
Area basal total (m ² ha ⁻¹)	34,30	37,90	54,00
Area basal relativa de roble (%)	91,70	93,20	100,00
Número de árboles/testigos	54/20	181/39	70/59
Diámetro medio ± DT (cm)	99,0 ± 29,9a	66,5 ± 37,5b	57,8 ± 13,5b
Rango de diámetro (cm)	52,2 - 171,6	4,6 - 155,8	34,0 - 97,7
Altura media ± DT (m)	16,5 ± 2,7a	15,2 ± 4,9a	18,1 ± 3,1b
Rango de altura (m)	11,7 - 22,5	3,2 - 27,9	12,5 - 25,2
Edad media ± DT (años)	333,1 ± 77,0a	225,5 ± 138,1b	192,8 ± 32,4c
Rango de edad (años)	102 - 499	22 - 464	138 - 323

Los datos de diámetro, altura y edad se refieren únicamente a los robles. Letras diferentes en una fila indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,001$).

Diameter, height and age data refer to oak only. Different letters in a row indicate significant differences according to Kruskal-Wallis test ($P < 0.001$).

Tabla 1 - Caracterización estructural y número de árboles/testigos estudiados en las carbayedas de Tragamón Sur, Tragamón Norte y La Isla en Gijón, Asturias.

Table 1 - Structural characteristics and number of trees/cores studied in Southern Tragamón, Northern Tragamón and La Isla Woodlands in Gijón, Asturias, Spain.

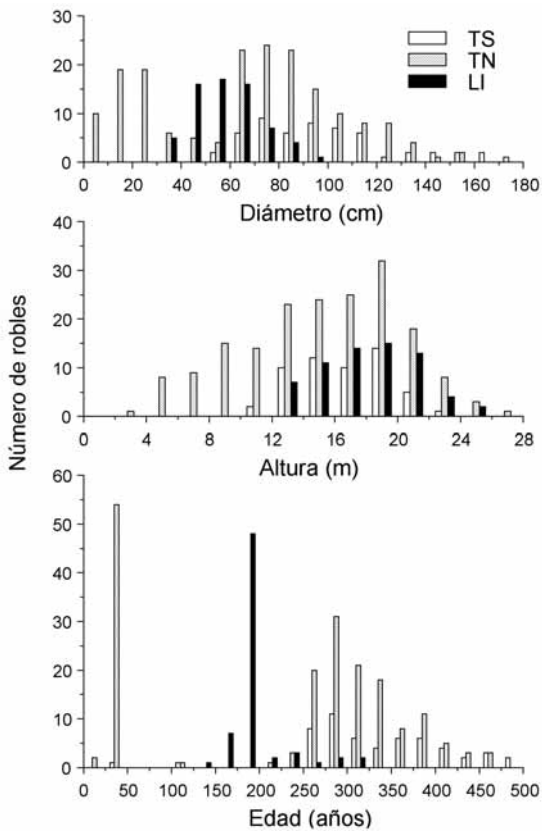


Figura 2 - Distribuciones de diámetro del tronco, altura total y edad para las poblaciones de roble en las carbayedas de Tragamón Sur, Tragamón Norte y La Isla, Gijón, Asturias.

Figure 2 - Diameter, height and age distributions of oak populations in Southern Tragamón, Northern Tragamón and La Isla woodlands, Gijón, Asturias, Spain.

robles más jóvenes que 125 años o más viejos que 325 años (figura 2).

Reconstrucción de la historia del dosel

Cuando se examinaron las series de crecimiento radial de los robles de Tragamón transformadas a logaritmos, para resaltar las supresiones bruscas del crecimiento debidas al desmoche de los árboles, se puso de manifiesto que una gran cantidad de supresiones ocurrieron de forma sincrónica entre numerosos viejos robles (figura 3). Algunos de estos episodios de desmoche, como por ejemplo los registrados en los años 1774 y 1905, fueron tan intensos que incluso en la serie de referencia se

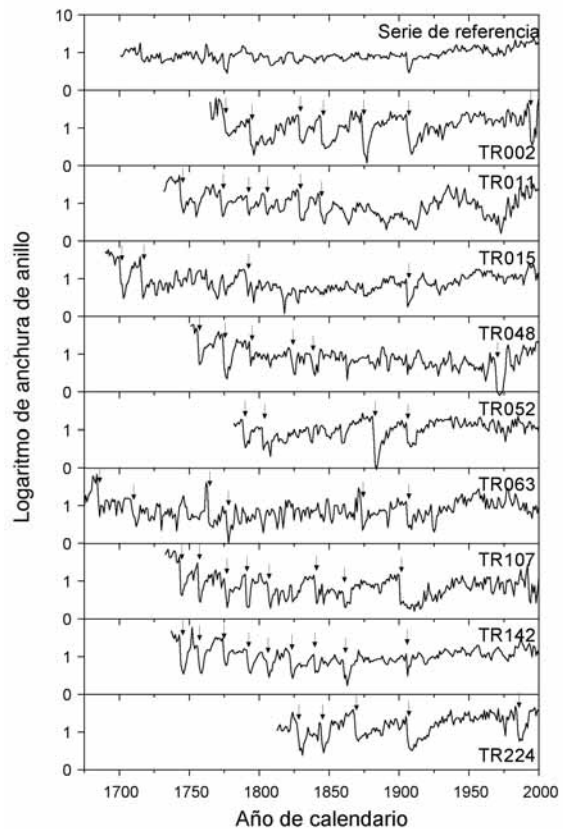


Figura 3 - Series de crecimiento radial representativas correspondientes a robles de la carbayeda de Tragamón. Se muestran algunas series individuales, transformadas a logaritmos para resaltar las disminuciones bruscas del crecimiento, junto con una serie de referencia. Las flechas son supresiones bruscas del crecimiento ($PCC > 100\%$).

Figure 3 - Representative radial-growth series of oaks from Tragamón. Individual series, in logarithmic scale to enhance the harsh growth suppressions, as well as a reference series, are showed. Arrows are growth suppressions ($PCC > 100\%$).

distinguen como picos descendentes. Las liberaciones y supresiones del crecimiento fueron compiladas, distinguiéndose como eventos destacables aquellos años en los cuales al menos el 5% de los árboles muestreados mostraron sincrónicamente liberaciones o supresiones del crecimiento, dentro de un intervalo de ± 2 años. El sumario de eventos para Tragamón reveló una elevada incidencia de supresiones del crecimiento alrededor de los años 1743, 1756, 1774, 1792, 1806, 1839, 1859 y 1905 (tabla 2). Sin embargo, tan solo en dos años, 1761 y 1910, se registraron eventos significativos de liberaciones del crecimiento que

Año	Supresiones			Liberaciones		
	Nº de eventos	% de árboles	PCC promedio	Nº de eventos	% de árboles	PCC promedio
1743	8	61,5	789	1	7,7	363
1756	12	70,6	424	2	11,8	328
1761	1	5,3	997	6	31,6	356
1766	6	30,0	510	1	5,3	297
1774	11	50,0	648	1	4,5	295
1780	2	8,7	599	5	21,7	435
1787	2	7,7	400	3	11,5	375
1792	19	68,4	509	1	3,6	225
1800	4	12,9	562	6	20,0	454
1806	10	31,3	407	3	9,4	324
1811				10	30,3	356
1818	1	2,6	603	5	13,2	292
1822	11	27,5	308	2	5,0	336
1828	9	22,5	546	7	17,5	377
1832	1	2,4	455	3	7,3	337
1839	17	41,5	468			
1845	4	17,1	478	5	12,2	408
1849	1	2,4	361	5	11,9	385
1859	16	36,4	448	5	11,4	469
1864	4	8,9	483	11	24,4	430
1871	7	15,2	726	7	15,2	453
1873	2	4,2	1.054	3	6,3	569
1887	9	18,8	995	3	6,3	381
1893	1	2,0	249	8	16,0	372
1900	2	4,0	900	3	6,0	360
1905	29	56,9	588	1	2,0	285
1910				17	33,3	349
1915	1	2,0	578	7	13,7	408
1928	1	2,0	322	5	9,8	394
1936	3	5,9	281	2	3,9	253
1947	5	9,6	281	6	11,5	368
1965	7	13,7	371	1	2,0	285
1976				10	20,0	475
1984	2	4,0	585	3	6,0	316
1993	6	12,0	441	3	6,0	403

Se indican el año en que se produjo el evento, el número y la proporción de árboles que mostraron el evento, y el porcentaje medio de cambio en el crecimiento (PCC) para las supresiones y liberaciones.

The event years, the number and proportion of affected trees, and the mean percentage growth change (PCC), for growth suppressions and releases, are showed.

Tabla 2 - Eventos identificados en Tragamón mediante el análisis dendroecológico de las series de crecimiento radial.

Table 2 - Events Identified in Tragamón by means of the dendroecological analysis of radial growth series.

afectaron sincrónicamente a más del 30% de los árboles muestreados.

También en el caso de La Isla se observó un registro de supresiones del crecimiento sincrónicas en diversas series de crecimiento radial, indicativas de desmoche del arbolado en años determinados (figura 4). El sumario de eventos para La Isla indicó que las supresiones del

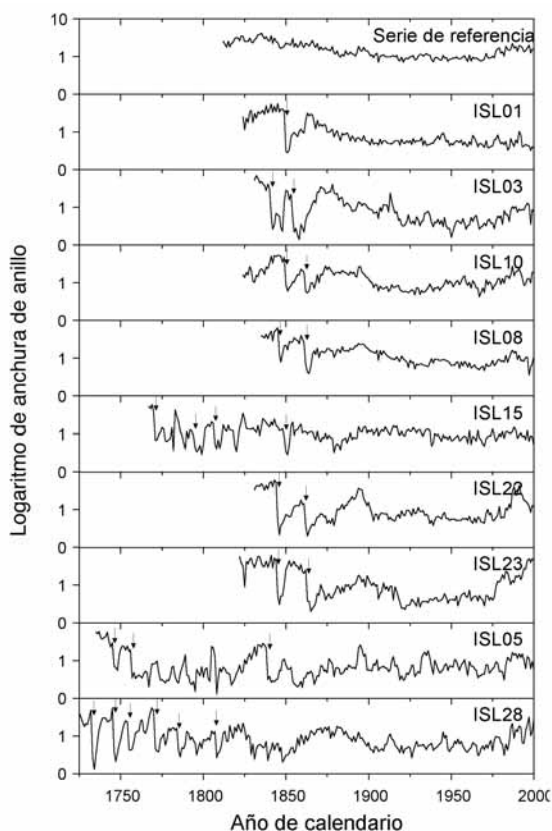


Figura 4 - Series de crecimiento radial representativas correspondientes a robles de la carbayeda de La Isla. Se muestran algunas series individuales, transformadas a logaritmos para resaltar las disminuciones bruscas del crecimiento, junto con una serie de referencia. Las flechas son supresiones bruscas del crecimiento (PCC > 100%).

Figure 4 - Representative radial-growth series of oaks from La Isla. Individual series, in logarithmic scale to enhance the harsh growth suppressions, as well as a reference series, are showed. Arrows are growth suppressions (PCC > 100%).

crecimiento fueron especialmente abundantes en los años 1770, 1784, 1792, 1806 y 1845, mientras que episodios relevantes de liberación tuvieron lugar en 1749 y 1792 únicamente (tabla 3). En cualquier caso, el número medio de supresiones por árbol fue mayor en los árboles viejos, mayores que 250 años, que en los árboles maduros, con una edad inferior a 200 años (número medio \pm DT = 2,0 \pm 0,8 con rango 1-4 en robles maduros, 5,8 \pm 1,9 con rango 2-9 en robles viejos, prueba de Mann-Whitney: $U_{32,23} = 36,5$, $P < 0,001$). Sin embargo, la edad media de los árboles en el momento en que sufrieron el primer desmoche no difirió

Año	Supresiones			Liberaciones		
	Nº de eventos	% de árboles	PCC pro-medio	Nº de eventos	% de árboles	PCC pro-medio
1749				3	100,0	541
1770	4	100,0	633			
1784	3	50,0	338			
1792	3	50,0	314	3	50,0	497
1806	5	62,5	360	1	12,5	362
1818	1	4,5	499	3	13,6	394
1832	8	13,6	708	1	1,7	434
1839	12	18,5	566	7	10,8	378
1845	22	33,3	718	3	4,5	445
1849	19	28,8	717	6	9,1	405
1854	4	5,9	607	6	8,9	338
1859	12	17,6	609	8	11,7	320
1866	5	7,2	414	5	7,2	278
1877	4	5,8	289	1	1,4	297
1890	1	1,4	336	3	4,3	385
1898	4	5,9	320			
1917	8	12,1	361			
1925	1	1,5	254	3	4,5	262
1936	3	4,8	217			
1971				3	5,7	270
1976				6	11,5	290
1984	2	4,0	337	6	12,0	370
1993	3	6,2	271	3	6,2	291

Se indican el año en que se produjo el evento, el número y la proporción de árboles que mostraron el evento, y el porcentaje medio de cambio en el crecimiento (PCC) para las supresiones y liberaciones.

The event years, the number and proportion of affected trees, and the mean percentage growth change (PCC), for growth suppressions and releases, are showed.

Tabla 3 - Eventos identificados en La Isla mediante el análisis dendroecológico de las series de crecimiento radial.

Table 3 - Events Identified in La Isla by means of the dendroecological analysis of radial growth series.

significativamente para los robles viejos y los maduros ($30,0 \pm 12,3$ años en los robles maduros, $36,4 \pm 21,0$ años en los robles viejos, $U_{32,23} = 332,5$, $P < 0,544$).

En el sumario global del número de supresiones detectadas en Tragamón y La Isla, se distinguen varios períodos con una diferente incidencia de los desmoches (figura 5). En el período 1680-1739, el número de muestras analizadas es demasiado reducido como para poder obtener conclusiones fiables respecto al régimen de manejo de la carbayeda. En el período 1740-1820 la mayoría de las series analizadas pertenecieron a Tragamón, y se registraron 8 episodios de desmoche, con una media de 6,7 árboles afectados por episodio y un intervalo medio de 9,0 años entre cada

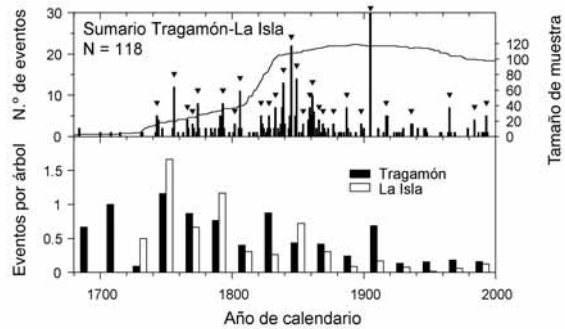


Figura 5 - Sumario del número de supresiones bruscas del crecimiento en Tragamón y La Isla, junto con el número medio de supresiones por árbol para periodos de 20 años. Los triángulos indican picos del número de supresiones, atribuibles a episodios relevantes de desmoche. El tamaño de la muestra de testigos se indica en el gráfico superior.

Figure 5 - Summary of the number of growth suppressions in Tragamón and La Isla, along with the mean number of suppressions per tree in both woodlands, in 20-year periods. Triangles are peaks in the number of suppressions, which can be attributed to relevant pollarding episodes. The cores sample size is showed in the upper plot.

episodio. El número medio de eventos por árbol fue mayor en La Isla durante los intervalos 1740-1759 y 1780-1799, mientras que en 1760-1779 y 1800-1819 el número de eventos por árbol fue mayor en Tragamón (figura 5). Este resultado indica que la intensidad del desmoche alternó en algunos intervalos de tiempo consecutivos entre Tragamón y La Isla. En el período 1820-1905 se registraron 15 episodios significativos de desmoche del arbolado, con una media de 9,1 árboles afectados por episodio y un intervalo medio de 6,6 años entre episodios sucesivos. En este período, el número medio de eventos por árbol fue mayor en Tragamón, salvo en el intervalo 1840-1859 en el cual se registró en La Isla un mayor número de eventos por árbol (figura 5). Finalmente, en el período 1906-2000 se registraron tan solo 5 episodios de desmoche, con un número medio de árboles afectados por episodio de 4,8 y un intervalo medio entre episodios sucesivos de 17,6 años. En la totalidad del intervalo 1906-2000 el número medio de eventos por árbol fue mayor en Tragamón (figura 5), lo cual indica un manejo más intenso en el caso de Tragamón que en La Isla.

Cuando fue analizado el intervalo entre desmoches se observó una tendencia ascendente con el tiempo, mientras que el número de supresiones por año mostró una tendencia descendente, tanto en robles maduros como viejos. Para los robles maduros, el intervalo medio entre desmoches sucesivos varió entre 5,4 años en el período 1850-1899 hasta 68 años en 1950-2000, y el número medio de supresiones por año fue significativamente mayor en el siglo XIX que en el XX ($H = 63,13$, g.l. = 3, $P < 0,001$, tabla 4). Para los robles viejos, el intervalo medio entre desmoches sucesivos aumentó desde 4,4 años en el período 1750-1799 hasta 11,5 años en 1950-2000, mientras que el número medio de supresiones por año disminuyó significativamente, siendo 1,50 en el período 1750-1849, alrededor de 1,00 en 1850-1949 y 0,32 en 1950-2000 ($H = 108,14$, g.l. = 4, $P < 0,001$, tabla 4).

Respuesta climática del crecimiento radial

Los estadísticos descriptivos indicaron que todas las cronologías tienen una desviación típica relativamente pequeña, la cual varió entre 0,267 y 0,343, y una sensibilidad relativamente baja, la cual varió entre 0,169 y 0,206 (tabla 5). La autocorrelación de primer orden y la varianza en el primer vector propio fueron más elevados para la cronología de árboles jóvenes, mientras que la relación señal/ruido fue más elevada para la cronología de árboles maduros. La correlación media entre árboles fue considerablemente pequeña en todas las cronologías, variando entre 0,156 para los árboles viejos y 0,260 para los árboles jóvenes (tabla 5). Las cronologías residuales mostraron una variación interanual muy similar para las diferentes clases de edad (figura 6). Sin embargo, la correlación entre las cronologías de robles

	1750-1799	1800-1849	1850-1899	1900-1949	1950-2000
Maduros					
Intervalo medio (años)		8,6	5,4	19,0	68,0
Supresiones por año		0,97 _a	0,80 _a	0,23 _b	0,18 _b
Viejos					
Intervalo medio (años)	4,4	4,9	5,1	6,1	11,5
Supresiones por año	1,50 _a	1,66 _a	1,00 _b	0,98 _b	0,32 _c

Letras diferentes en una fila indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,001$).
Different letters in a row indicate significant differences according to Kruskal-Wallis test ($P < 0,001$).

Tabla 4 - Intervalos medios entre supresiones y número medio de supresiones por año en períodos sucesivos de 50 años, para robles maduros y viejos en Tragamón.

Table 4 - Mean interval between suppressions and mean number of suppressions per year in consecutive 50-year periods, for mature and old-growth oaks in Tragamón

	Jóvenes	Maduros	Viejos
Período	1905 - 2000	1775 - 2000	1664 - 2000
Número de árboles/testigos	12 / 12	21 / 25	25 / 25
Número de anillos	469	4.494	5.326
Rango de edad de los árboles (años)	24 - 113	172 - 225	257 - 471
Desviación típica	0,343	0,280	0,267
Sensibilidad media	0,206	0,185	0,169
Autocorrelación de primer orden	0,740	0,556	0,587
Relación señal/ruido	4,220	5,660	3,690
Varianza en el primer vector propio (%)	35,780	26,040	22,000
Correlación media entre árboles	0,260	0,212	0,156

Tabla 5 - Estadísticos que caracterizan a las cronologías de robles jóvenes, maduros y viejos utilizadas para el análisis de la relación entre el crecimiento radial y el clima en Tragamón.

Table 5 - General statistics characterising the chronologies of young, mature and old-growth oaks in Tragamón.

maduros y viejos fue mayor que entre estos y la cronología de robles jóvenes (jóvenes frente a maduros $R = 0,591$; jóvenes frente a viejos $R = 0,485$; maduros frente a viejos $R = 0,784$; g.l. = 59 y $P < 0,001$ en todas las pruebas).

Los análisis de regresión múltiple calculados para el período 1940–1998 mostraron que el 52% de la variación en la cronología de robles jóvenes, el 57% en los robles maduros y el 60% en los robles viejos, fue explicada por la variabilidad climática (figura 7). Los análisis de función de correlación demostraron que ciertos aspectos de la relación entre crecimiento radial y clima fueron independientes de la edad, mientras que otros difirieron entre las tres clases de edad. Todas las clases de edad mostraron una correlación negativa con la temperatura de agosto del año en que se produjo el crecimiento, y una relación positiva con la precipitación de junio (figura 7). Las cronologías de los robles jóvenes y viejos mostraron una correlación positiva con la precipitación de diciembre del año previo al crecimiento, mientras que la correlación positiva con la precipitación de octubre fue exclusiva de los robles jóvenes (figura 7). Por otra parte, los robles maduros y viejos mostraron una respuesta climática muy similar. Ambas cronolo-

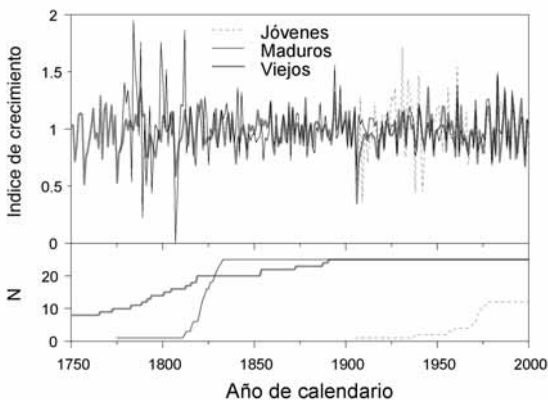


Figura 6 - Cronologías de índices de crecimiento para los robles jóvenes, maduros y viejos de Tragamón, junto con el tamaño de muestra de testigos (N).

Figure 6 - Growth indices chronologies of young, mature and old-growth oaks in Tragamón, and the cores sample size (N).

gías mostraron una correlación negativa con las temperaturas de diciembre, enero y junio, y una correlación positiva con la precipitación de julio del año en que se produjo el crecimiento. La cronología de robles maduros manifestó además una correlación negativa con la temperatura de mayo (figura 7).

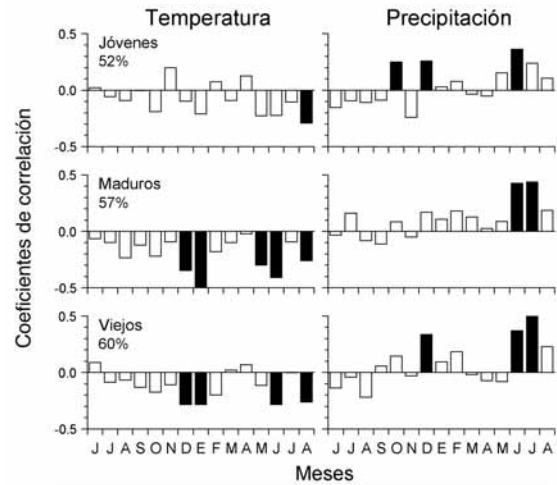


Figura 7 - Funciones de correlación entre los índices de crecimiento de los robles jóvenes, maduros y viejos, y la temperatura y precipitación mensuales durante el período 1940-1998. Las barras sombreadas indican coeficientes significativos ($P < 0,05$). Las variables climáticas abarcan desde junio del año previo al crecimiento hasta agosto del año en que se formó el anillo. Se indica el porcentaje de variación del crecimiento explicado por el clima.

Figure 7 - Correlation functions between growth indices of young, mature and old-growth oaks, and monthly temperature and precipitation in the period 1940-1998. Shaded bars indicate significant coefficients ($P < 0,05$). Climatic variables range from June of the year prior to ring formation, to August of the year in which the growth ring was formed. The percentage of growth variation explained by climate is showed.

DISCUSIÓN

Estructura y establecimiento del roble

Las poblaciones estudiadas de roble presentan características estructurales contrastadas, las cuales pueden ser consecuencia de una historia divergente de manejo y establecimiento de los árboles. En Tragamón Sur, las

distribuciones de tamaño muestran escasez de individuos pequeños y la distribución de edad está sesgada hacia el predominio de las clases de edad más viejas, mostrando una deficiente regeneración de robles a lo largo de los últimos 250 años. En Tragamón Norte, las distribuciones de tamaño muestran abundantes árboles pequeños y la distribución de edad también mostró predominio de los árboles más viejos, pero los robles con una edad inferior a 50 años son abundantes, indicando una falta de establecimiento de robles entre 50 y 200 años atrás. Estos tipos de estructura de las poblaciones han sido previamente descritos en otros bosques manejados de robles (READ 1996; HARDING & WALL 2000) y son una consecuencia de la alternancia de períodos con gran intensidad de pastoreo, en los cuales los árboles no pudieron establecerse, con otros períodos en los que la baja intensidad del pastoreo permitió el establecimiento de nuevos árboles (PUTMAN 1986). Los bosques de la zona litoral Cantábrica han sido intensamente usados para el pasto de ganado aproximadamente desde el año 1810 (ROZAS 2003b), lo cual podría explicar la escasez de regeneración de los robles en Tragamón durante los últimos 200-250 años.

Por otro lado, las distribuciones de tamaño en La Isla son en forma de campana y la distribución de edad es típica de una población coetánea, con más del 80% de los árboles pertenecientes a la clase de edad de 150-200 años, unos pocos árboles viejos residuales y ausencia total de establecimiento durante los últimos 100 años. Estos resultados sugieren que el establecimiento de robles en La Isla ocurrió masivamente durante la primera mitad del siglo XIX y fue seguida por un período de pastoreo intenso que impidió el posterior establecimiento de nuevos árboles.

Durante los últimos 50 años, los robles en Tragamón Norte mostraron un patrón de regeneración típico de esta especie. El roble pedunculado es una especie intolerante a la sombra que necesita de la existencia de espacios abiertos o huecos en el dosel forestal para establecerse exitosamente en bosques densos

(GEMMEL *et al.* 1996; WELANDER & OTTOSSON 1998; ROZAS 2001a, 2003b). De acuerdo con estos requerimientos, los robles jóvenes se establecieron en cuatro claros y dos áreas abiertas de gran tamaño en Tragamón Norte. Los robles jóvenes están asociados con especies de plantas espinosas como *Rubus* spp., *Smilax aspera* L. y *Ulex gallii* Planch., las cuales podrían haber actuado como plantas nodriza favoreciendo la regeneración de los robles, protegiendo las plántulas y brotes jóvenes del daño producido por los herbívoros por ramoneo y pisoteo, como ha sido confirmado en otras especies de robles (CALLAWAY 1992; GÓMEZ *et al.* 2003). La total ausencia de jóvenes robles en Tragamón Sur podría ser una consecuencia de la falta de lugares apropiados para su establecimiento debido al sobrepastoreo en el pasado y, más recientemente, a las labores de cuidado del césped y al pisoteo por parte del público visitante.

Historia del manejo

El examen de las señales de desmochado recopiladas para Tragamón y La Isla revela que varias fechas coinciden en ambos parques, sugiriendo que se realizaron en todo el área de la carbayeda. Quizá algunos de estos eventos, en vez de señales de desmochado pueden deberse a otro tipo de perturbaciones que afectaron globalmente a la población de robles. Por ejemplo, plagas de insectos defoliadores como *Lymantria dispar* L. o *Tortrix viridiana* L., hongos que atacan al follaje como *Microsphaera alphitoides* Griff & Maubl., o sequías severas pueden afectar al roble pedunculado y causar reducciones generalizadas del crecimiento, similares a las señales de desmochado, aunque no tan drásticas. Sin embargo, algunas fechas fueron exclusivas de Tragamón y otras de La Isla, indicando que estos episodios afectaron únicamente a uno de los dos parques. El distinto régimen de propiedad de ambas carbayedas hasta época reciente podría haber determinado un sistema diferente de manejo. Tragamón fue una propiedad comunal desde hace siglos hasta los años 1990, lo cual habría condicionado un régimen de manejo bastante

intenso. Sin embargo, la carbayeda de La Isla fue adquirida por un terrateniente particular en el siglo XIX y desde esa época no ha sido tan intensamente explotada como Tragamón. Probablemente, muchos robles maduros de La Isla fueron podados, eliminando únicamente sus ramas inferiores, en vez de desmochados. Esto puede deducirse de la forma general de los árboles en La Isla, con una copa elevada sobre un largo tronco desprovisto de ramas, en vez de la forma típica en candelabro que muestran los viejos árboles desmochados de Tragamón.

La distribución espacial de las señales de desmoche en los anillos de crecimiento reveló que los turnos sucesivos de desmochado presentaron determinados patrones de selección de los árboles. Se identificaron pequeños grupos de árboles junto con varios árboles dispersos en cada ciclo, con la excepción de 1905 en que tuvo lugar una reducción generalizada del crecimiento, lo que podría ser interpretado como el efecto de una plaga de organismos defoliadores. Este régimen de manejo observado no es tan regular como el que ha sido anteriormente descrito sobre la base de documentos históricos, en que diferentes sectores de un bosque eran desmochados siguiendo un ciclo regular (DAGLEY & BURMAN 1996). Probablemente muchos de los árboles podados en cada turno en Tragamón se seleccionaron con el objeto de maximizar la cantidad de madera útil que se podía obtener, independientemente del tiempo transcurrido desde que el árbol fue podado por última vez, o del estado de sus árboles vecinos.

El intervalo medio entre sucesivos desmoches aumentó a lo largo del tiempo y el número medio de supresiones por año disminuyó, lo cual indica un cambio sustancial en el sistema de manejo. La pérdida de la práctica del desmochado a lo largo del siglo XX ha sido documentada en numerosos bosques adherados de Europa, y ha sido propuesta como la principal causa de la muerte por colapso de muchos viejos robles desmochados, como consecuencia de la acumulación de peso sobre troncos muy descompuestos (READ 2000). Este trabajo

constituye la primera aproximación a la reconstrucción del régimen de manejo de los bosques adherados mediante el análisis de las series de crecimiento radial de los árboles. Por tanto, se ha encontrado muy escasa información sobre reconstrucciones de las prácticas de desmochado, salvo la datación esporádica de señales de desmoche basadas en el recuento de anillos de crecimiento en árboles aislados (DAGLEY & BURMAN 1996; PILCHER 1996; READ 2000). Sin embargo, este estudio constituye una aproximación innovadora que demuestra la utilidad de las técnicas dendroecológicas en la reconstrucción de los sistemas históricos de manejo en los viejos bosques desmochados de Europa.

Relación crecimiento-clima

Los estadísticos descriptivos indicaron que las tres cronologías de robles estudiadas en Tragamón son comparables a las cronologías de esta especie en otras localidades de España y Europa occidental. Las desviaciones típicas en otras localidades varían entre 0,20 y 0,33, la sensibilidad media puede alcanzar valores de entre 0,14 y 0,26, la autocorrelación de primer orden varía normalmente entre 0,30 y 0,68, la relación señal/ruido usualmente alcanza valores de entre 1,8 y 10,0, y la correlación media entre árboles suele variar entre 0,19 y 0,53 (PILCHER & BAILLIE 1980a, 1980b; PÉREZ ANTELO & FERNÁNDEZ CANCIO 1995, 1997). De acuerdo con estos valores, la desviación típica y la autocorrelación de primer orden son inusualmente elevados en la cronología de robles jóvenes. Estos resultados podrían ser debidos a que los rangos de variación arriba expuestos derivan de cronologías compuestas por árboles adultos. Los pequeños valores de sensibilidad media y correlación entre árboles en las cronologías de robles maduros y viejos podrían ser una consecuencia del recurrente desmochado de estos árboles en el pasado, el cual en cierta medida hace desviarse a las series de crecimiento radial de la señal común.

El porcentaje de variación del crecimiento radial explicado por la variabilidad climática,

que fue de entre 52 y 60%, está dentro del rango de variación usual para el roble pedunculado en otras localidades de Europa occidental y la Península Ibérica, el cual puede oscilar entre 5 y 72%, aunque los porcentajes mayores que 50% son infrecuentes (HUGHES *et al.* 1978; GRAY & PILCHER 1983; PILCHER & GRAY 1982; GARCÍA GONZÁLEZ *et al.* 1997; PÉREZ ANTELO & FERNÁNDEZ CANCIO 1997). Los porcentajes obtenidos son considerablemente altos en comparación con los previamente calculados en un bosque denso maduro en el litoral occidental de Cantabria, en el cual la proporción de crecimiento del roble explicada por el clima fue de tan solo 29% (ROZAS 2001b). El menor efecto de la competencia en el caso de Tragamón y la mayor cercanía a la estación meteorológica a partir de la cual se obtuvieron los datos climáticos utilizados en los análisis (2 km en Tragamón, frente a 43 km para el otro caso) podrían explicar el contraste entre los resultados obtenidos en cuanto a la proporción del crecimiento del roble explicado por el clima.

Los resultados de la correlación entre el crecimiento y el clima indican que la respuesta climática de los robles en Tragamón varió significativamente con la edad de los árboles. En concreto, los robles más jóvenes que 120 años respondieron al clima de forma relativamente distinta a los robles más viejos que 170 años. La explicación más convincente para este resultado es que la respuesta diferencial puede reflejar cambios fisiológicos relacionados con el aumento de la edad de los árboles. Los cambios en los balances de hormonas que controlan el crecimiento radial y las alteraciones en los mecanismos de absorción y transporte de agua y metabolitos que ocurren durante el envejecimiento, podrían afectar a la respuesta del crecimiento de los árboles al clima. Estos procesos fisiológicos dependientes de la edad de los árboles han sido sugeridos como determinantes de la inestabilidad de la respuesta del crecimiento al clima (COLENUTT & LUCKMAN 1991; SZEICZ & MACDONALD 1994).

Los análisis de regresión múltiple revelaron que el crecimiento de los robles jóvenes estuvo

principalmente limitado por las elevadas temperaturas en agosto, mientras que las elevadas temperaturas en enero y junio fueron limitantes en mayor medida para el crecimiento de los robles maduros y viejos. El efecto negativo de las elevadas temperaturas estivales sobre el crecimiento del roble pedunculado ha sido observado previamente en varias localidades de la Europa continental (GRAY *et al.* 1981; GRAY & PILCHER 1983), en la región Mediterránea (SANTINI *et al.* 1994; TESSIER *et al.* 1994) y en el norte de España (PÉREZ ANTELO & FERNÁNDEZ CANCIO 1997; ROZAS 2001b). Este efecto ha sido interpretado como resultante de un aumento en el estrés hídrico estival debido a una elevada pérdida de agua en el suelo asociada con la evaporación y la evapotranspiración. Sin embargo, la respuesta del crecimiento del roble a las temperaturas estivales en las Islas Británicas es la opuesta, ya que diversos trabajos han demostrado un efecto positivo de la temperatura sobre el crecimiento radial de esta especie (HUGHES *et al.* 1978; PILCHER & GRAY 1982). Este resultado probablemente es consecuencia de que el estrés hídrico en verano no es tan acentuado en las Islas Británicas como en la Europa continental.

Sin embargo, el efecto negativo de la temperatura de invierno, principalmente de diciembre y enero, ha sido ampliamente demostrado a lo largo de Europa occidental (HUGHES *et al.* 1978; GRAY *et al.* 1981; PILCHER & GRAY 1982; GRAY & PILCHER 1983). La relación inversa entre temperatura invernal y crecimiento del roble puede ser el resultado de la pérdida de reservas de carbohidratos debido a la activación de la respiración desencadenada por las elevadas temperaturas, en un momento en que el árbol no tiene hojas, con lo que su pérdida no puede ser compensada, limitando el crecimiento del árbol en la estación de crecimiento siguiente (PILCHER & GRAY 1982). El efecto positivo de la precipitación estival sobre el crecimiento de los robles es otro rasgo común a lo largo del continente europeo. En varias regiones de la Europa central, atlántica y mediterránea, el crecimiento radial del roble ha mostrado una relación positiva con la precipitación estival (GRAY *et al.* 1981; PILCHER & GRAY 1982; GRAY &

PILCHER 1983; BEDNARZ & PTAK 1990; SANTINI *et al.* 1994; TESSIER *et al.* 1994; GARCÍA GONZÁLEZ *et al.* 1997; ROZAS 2001b). La lluvia estival permite la prolongación de la estación de crecimiento hasta el final del verano, produciendo más leño tardío y por lo tanto anillos más anchos (GARCÍA GONZÁLEZ & ECKSTEIN 2003).

Implicaciones para la conservación

La carbayeda de Tragamón presenta una serie de amenazas, las cuales están presentes también en los bosques adeshados de otras regiones de Europa (KIRBY *et al.* 1995; ALEXANDER *et al.* 1996; READ 2000). La compactación y la erosión del suelo causadas por el pisoteo del público visitante y el aparcamiento de vehículos impiden la regeneración del arbolado y dañan las raíces de los viejos robles en Tragamón Sur. Otra consecuencia de las actividades del público visitante es el daño infligido al menos a cinco viejos árboles huecos debido a incendios provocados o accidentales. Los árboles muertos en pie y las ramas muertas de la copa de los robles, así como la madera muerta caída en el suelo, han sido eliminados en diversas ocasiones, produciendo una pérdida del hábitat utilizado por los invertebrados saproxílicos. Otro problema detectado en una pequeña área de Tragamón Norte es el aumento de la sombra bajo los viejos robles debido al establecimiento de árboles de rápido crecimiento como *Acer pseudoplatanus* y *Laurus nobilis*. La sombra puede afectar al vigor y la supervivencia de los robles, pero es especialmente perjudicial para los organismos epífitos y saproxílicos dependientes de los viejos árboles desmochados (MOE & BOTNEN 1997; RANIUS 2002). La eliminación de estos árboles de crecimiento rápido o su poda regular son opciones deseables para el mantenimiento del valor ecológico de los viejos robles.

Se han detectado, a raíz de los resultados obtenidos en este trabajo, dos problemas que son especialmente preocupantes para la preservación a largo plazo de las características de Tragamón: 1) la gradual pérdida de la práctica del desmochado a lo largo del siglo XX y 2) la

falta de nuevas generaciones de robles. El primero de estos problemas puede conducir a que muchos de los viejos robles de Tragamón se desmoronen debido a una gran acumulación de peso sobre troncos huecos y severamente descompuestos. En estos árboles debería llevarse a cabo una poda de restauración, procurando obtener un correcto balance del peso tras la restauración y cortando las ramas en dos o más fases, práctica que ha producido buenos resultados en robles viejos que no han sido podados en muchos años (READ 2000). La escasez de nuevos árboles provocará en el futuro una discontinuidad, o peor incluso, la total desaparición de los viejos robles desmochados y de todas las especies dependientes de los mismos (ALEXANDER *et al.* 1996; READ 2000). Es por tanto necesario facilitar la regeneración natural o plantar nuevos robles en áreas abiertas y próximos a los árboles viejos, lo cual proporcionaría nuevos hábitats que serían colonizados por diversos organismos epífitos y micorrizógenos (HARDING & WALL 2000; READ 2000).

Los árboles jóvenes actualmente existentes, así como los que se establezcan en el futuro, deberían ser manejados mediante la técnica del desmochado, en una manera similar a como se ha descrito en este trabajo, lo cual produciría una continuidad en el tiempo de la madera muerta, recurso esencial para numerosos organismos saproxílicos, y proporcionaría potenciales viejos robles desmochados para el futuro. Pero antes que reproducir automáticamente las prácticas históricas del desmochado, deberían fijarse objetivos específicos cuidadosamente establecidos en función de las especies de briófitos, líquenes, hongos, invertebrados, murciélagos y aves dependientes de los viejos robles. Por tanto, sería necesario realizar un completo inventario de dichos organismos en Tragamón, evaluar el estado de sus poblaciones y estimar su sensibilidad a cambios ambientales, sopesando las consecuencias de cualquier posible actuación, no solamente sobre la integridad de la carbayeda en sí misma, sino también sobre la perpetuación de sus organismos dependientes.

AGRADECIMIENTOS

Juan Luis Menéndez y Francisco Javier Suárez colaboraron en el trabajo de campo. Juan Carlos Martínez proporcionó información sobre la historia reciente de Tragamón. El Ayuntamiento de Gijón y la Dirección

General de Recursos Naturales y Protección Ambiental del Principado de Asturias proporcionaron los permisos para extraer los testigos. Este trabajo fue financiado por la Consejería de Medio Ambiente del Principado de Asturias a través del proyecto SV-PA-00-01.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, K.N.A.; GREEN, E.E. y KEY, R. 1996. The management of over mature tree populations for Nature Conservation - the basic guidelines. En: H.J. Read (ed.). Pollard and Veteran Tree Management II, pp. 122-135. Corporation of London, Burnham Beeches.
- BEDNARZ, Z. y PTAK, J. 1990. The influence of temperature and precipitation on ring widths of oak (*Quercus robur* L.) in the Niepolomice forest near Cracow, Southern Poland. Tree-Ring Bulletin 50: 1-10.
- BLASING, T.J.; SOLOMON, A.M. y DUVICK, D.N. 1984. Response functions revisited. Tree-Ring Bulletin 44: 1-15.
- BOSCH, O. y 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.
- CALLAWAY, R.M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology 73: 2118-2128.
- CAMARERO, J.J.; MARTIN, E. y GIL-PELEGRÍN, E. 2003. The impact of a needleminer (*Epinotia subsequana*) outbreak on radial growth of silver fir (*Abies alba*) in the Aragón Pyrenees: A dendrochronological assessment. Dendrochronologia 21: 3-12.
- COLENUTT, M.E. y LUCKMAN, B.H. 1991. Dendrochronological investigation of *Larix lyallii* at Larch Valley, Alberta. Canadian Journal of Forest Research 21: 1222-1233.
- COOK, E.R. y HOLMES, R.L. 1996. Guide for computer program ARSTAN. En: H.D. Grissino-Mayer, R.L. Holmes & H.C. Fritts (eds.). The International Tree-Ring Data Bank Program Library Version 2.0 User's Manual, pp. 75-87. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson.
- COOK, E.R. y PETERS, K. 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Bulletin 41: 45-53.
- CHERUBINI, P.; PIUSSI, P. y SCHWEINGRUBER, F.H. 1996. Spatiotemporal growth dynamics and disturbances in a subalpine spruce forest in the Alps: a dendroecological reconstruction. Canadian Journal of Forest Research 26: 991-1001.
- DAGLEY, J. y BURMAN, P. 1996. The management of the pollards of Epping Forest: its history and revival. En: H.J. Read (ed.). Pollard and Veteran Tree Management II, pp. 29-41. Corporation of London, Burnham Beeches.
- ELLENBERG, H. 1988. Vegetation Ecology of Central Europe. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRITTS, H.C. y SWETNAM, T.W. 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. Advances in Ecological Research 19: 111-188.
- FRITTS, H. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London.
- GARCÍA GONZÁLEZ, I.; DÍAZ VIZCAÍNO, E.A. y MARTÍNEZ CORTIZAS, A. 1997. Evidence for a common and a species-specific climatic response of oak and birch on a Northern Galician site (NW Spain) by means of multivariate procedures. Dendrochronologia 15: 119-127.
- GARCÍA GONZÁLEZ, I. y ECKSTEIN, D. 2003. Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. Tree Physiology 23: 497-504.

- GEMMEL, P.; NILSSON, U. y WELANDER, T. 1996. Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. *New Forestry* 12: 141-161.
- GÉNOVA, M. y MARTÍNEZ-MORILLAS, D. 2002. Estudio dendroecológico de *Pinus nigra* en Checa (Guadalajara). *Ecología* 16: 83-95.
- GÓMEZ, J.M.; GARCÍA, D. y ZAMORA, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- GRAY, B.M. & PILCHER, J.R. 1983. Testing the significance of summary response functions. *Tree-Ring Bulletin* 43: 31-38.
- GRAY, B.M.; WIGLEY, T.M.L. y PILCHER, J.R. 1981. Statistical significance and reproducibility of tree-ring response functions. *Tree-Ring Bulletin* 41: 21-35.
- GUTIÁN, F.; MUÑOZ, M.; CARBALLAS, T. y ALBERTO, F. 1985. Suelos Naturales de Asturias. CSIC, Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia, Santiago de Compostela.
- GUYETTE, R.P. y CUTTER, B.E. 1991. Tree-ring analysis of fire history of a post oak savanna in the Missouri Ozarks. *Natural Areas Journal* 11: 93-99.
- HARDING, P.T. y WALL, T. 2000. Moccas: an English deer park. Centre for Ecology and Hydrology, English Nature, Peterborough.
- HERRERA, J.; LASKURAIN, N.; LOIDI, J.; ESCUDERO, A. y OLANO, J.M. 2001. Sucesión secundaria en un abedular-hayedo en el Parque Natural de Urquiola (Vizcaya). *Lazaroa* 22: 59-66.
- HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69-78.
- HUGHES, M.K.; GRAY, B.; PILCHER, J.; BAILLIE, M. y LEGGETT, P. 1978. Climatic signals in British Isles tree-ring chronologies. *Nature* 272: 605-606.
- KIRBY, K.J.; THOMAS, R.C.; KEY, R.S.; MCLEAN, I.F.G. y HODGETTS, N. 1995. Pasture-woodland and its conservation in Britain. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 135-153.
- LORIMER, C.G. y FRELICH, L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 651-663.
- MOE, B. y BOTNEN, A. 1997. A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havrå, Osterøy, western Norway. *Plant Ecology* 129: 157-177.
- MOTTA, R. y GARBARINO, 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). *Annals of Forest Science* 60: 361-370.
- NOWACKI, G.J. y ABRAMS, M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67: 225-249.
- PAYETTE, S.; FILION, L. y DELWAIDE, A. 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: The Tantaré Ecological Reserve, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1228-1241.
- PÉREZ ANTELO, A. y FERNÁNDEZ CANCIO, A. 1995. Dendrocronologías de las sierras orientales gallegas: Los Ancares y El Courel (España). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 4: 5-31.
- PÉREZ ANTELO, A. y FERNÁNDEZ CANCIO, A. 1997. Reconstrucciones dendroclimatológicas de Galicia (España) desde finales del siglo XVIII. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 6: 17-37.
- PETERKEN, G.F. 1996. *Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PILCHER, J.R. 1996. Dendrochronological insights into past oak growth. *Annales des Sciences Forestières* 53: 663-670.
- PILCHER, J.R. y BAILLIE, M.G. 1980a. Eight modern oak chronologies from England and Scotland. *Tree-Ring Bulletin* 40: 45-58.

- PILCHER, J.R. y BAILLIE, M.G. 1980b. Six modern oak chronologies from Ireland. *Tree-Ring Bulletin* 40: 23-34.
- PILCHER, J.R. y GRAY, B. 1982. The relationships between oak tree growth and climate in Britain. *Journal of Ecology* 70: 297-304.
- PULIDO, F.J.; DÍAZ, M. y HIDALGO DE TRUCIOS, S.J. 2001. Size structure and regeneration of Spanish holm oak *Quercus ilex* forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146: 1-13.
- PUTMAN, R.J. 1986. Grazing in temperate ecosystems: large herbivores and the ecology of the New Forest. Timber Press, Portland, Oregon.
- RANIUS, T. 2002. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biological Conservation* 103: 85-91.
- READ, H.J. 1996. Pollard and Veteran Tree Management II. Corporation of London, Burnham Beeches.
- READ, H. 2000. Veteran trees: a guide to good management. English Nature, The Countryside Agency and English Heritage, Peterborough.
- RODWELL, J.S. 1991. British plant communities. Volume 1. Woodlands and scrub. Cambridge University Press, Cambridge.
- ROZAS, V. 2001a. Dinámica forestal y tendencias sucesionales en un bosque maduro de roble y haya de la zona central de la Cornisa Cantábrica. *Ecología* 15: 179-211.
- ROZAS, V. 2001b. 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. *Annals of Forest Science* 58: 237-251.
- ROZAS, V. 2003a. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecology* 167: 193-212.
- ROZAS, V. 2003b. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain. *Forest Ecology and Management* 182: 175-194.
- SANTINI, A.; BOTTACCI, A. y GELLINI, R. 1994. Preliminary dendroecological survey on pedunculate oak (*Quercus robur* L.) stands in Tuscany (Italy). *Annales des Sciences Forestières* 51: 1-10.
- STOKES, M.A. y SMILEY, T.L. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago.
- SZEICZ, J.M. y MACDONALD, G.M. 1994. Age-dependent tree-ring growth responses of subarctic white spruce to climate. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 120-132.
- TESSIER, L.; NOLA, P. y SERRE-BACHET, F. 1994. Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. *New Phytologist* 126: 355-367.
- WELANDER, N.T. y OTTOSSON, B. 1998. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management* 107: 117-126.