

## Sucesión secundaria en un abedular-hayedo en el Parque Natural de Urquiola (Vizcaya)

Javier Herrera (\*), Nere Amaia Laskurain (\*), Javier Loidi (\*), Adrián Escudero (\*\*) & José Miguel Olano (\*\*\*)

**Resumen:** Herrera, J., Laskurain, N.A., Loidi, J., Escudero A. & Olano, J. M. *Sucesión secundaria en un abedular-hayedo en el Parque Natural de Urquiola (Vizcaya)*. *Lazaroa* 22: 59-66 (2001).

Mediante el análisis de los anillos de crecimiento de hayas (*Fagus sylvatica*) y abedules (*Betula celtiberica*) se ha reconstruido la historia de un bosque en el Parque Natural de Urquiola (Vizcaya). El bosque original fue talado a mediados de los 40 para realizar una plantación con pino de Monterrey (*Pinus radiata*). Dicha plantación fue bastante heterogénea, y tras ella se instalaron numerosas hayas y abedules, que al menos en parte fueron respetados cuando se produjo la corta del pinar en 1967. Inmediatamente después de dicha corta se produjo una instalación masiva de abedules. Actualmente dicha especie arbórea es la más abundante en el bosque. El establecimiento del haya ha sido continuo a lo largo del tiempo, mientras que en el caso del abedul se ha concentrado en los periodos posteriores a las perturbaciones. Nuestros resultados corroboran un modelo dinámico de estos sistemas forestales en el cual la especie pionera es el abedul, y donde el haya posteriormente llega a hacerse dominante.

**Abstract:** Herrera, J., Laskurain, N.A., Loidi, J., Escudero A. & Olano, J.M. *Secondary succession in a birch-beech forest in Urquiola Natural Park (Vizcaya)*. *Lazaroa* 22: 59-66 (2001)

By means of tree-ring analysis of beeches (*Fagus sylvatica*) and birches (*Betula celtiberica*) the history of a young forest in the Natural Park of Urquiola (Vizcaya) has been reconstructed. The original forest was cut down in the mid-forties to establish a *Pinus radiata* plantation. The plantation was rather heterogeneous, with many birches and beeches subsequently becoming established, which were at least partly spared when the pine forest was felled in 1967. A huge number of birch established themselves just after the felling, and it is now the most abundant species. Beech trees established themselves continuously over time, whereas birch establishment was concentrated in the periods following disturbance. Our results corroborate a dynamic model for these ecosystems, with birch as the pioneer species and beech becoming dominant later.

### INTRODUCCIÓN

Los fenómenos de sucesión en las comunidades forestales suelen determinar la paulatina sustitución de los árboles heliófilos y pioneros por especies con mayor tolerancia a la sombra (BEGON & *al.* 1999). Este modelo sucesional ha sido descrito en un gran número de bosques, localizados en ámbitos biogeográficos muy diferentes (ARÉVALO & FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2000, NAKASHIZUKA & *al.*, 1992, PARKER & *al.*, 2000, TAPPER, 1996)

La forma más directa de estudiar estos procesos es seleccionar superficies de bosque y muestrearlas periódicamente para observar la sucesión. El amplio lapso temporal necesario para detectar cambios sucesionales hace que pocos trabajos se planteen de este modo (FISCHER, 1992, WHITNEY, 1984, WOODS, 2000). Otra posibilidad consiste en calcular las tasas de reclutamiento, así como el crecimiento y la mortalidad para cada especie y clase de edad, para mediante el empleo de matrices de transición (HARCOMBE, 1987) estimar la composi-

\* Lab. de Botánica. Dpto. de Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Ciencias. UPV/EHU. Apdo. 644. 48080 Bilbao.

\*\* Área de Biodiversidad y Conservación. ESCET. Universidad Rey Juan Carlos. Móstoles, 28933 Madrid.

\*\*\* Dpto. de Ciencias Agroforestales. Escuela de Ingenierías Agrarias. Universidad de Valladolid. Los Pajaritos s/n. 42003 Soria. e-mail jmolano@agro.uva.es

ción futura del bosque (BATISTA & al., 1998, LERTZMAN, 1992). Esta técnica ha sido utilizada profusamente para realizar predicciones, sin embargo, dichos modelos deben tomarse con cautela, ya que los parámetros vitales de las diferentes especies pueden no ser constantes a lo largo del tiempo, lo cual modificaría el resultado final. Una tercera aproximación se basa en el empleo de la dendrocronología (FRITTS, 1976). Mediante el análisis de los anillos de crecimiento pueden reconstruirse las historias individuales de cada uno de los árboles y de este modo inferirse los acontecimientos que han determinado su situación actual. Probablemente se trata del enfoque que más se ha empleado (ABRAMS & al., 1998, BATEK & al., 1999, DEVALL & al., 1998, LORIMER, 1980, ORWIG & ABRAMS, 1999, ZHANG & al., 1999), si bien tiene el inconveniente, que al centrarse en los individuos presentes en la actualidad, no suministra información sobre las densidades y mortalidades existentes en el pasado, especialmente en los estados juveniles.

En los modelos de dinámica descritos para bosques de zonas templadas, las especies del género *Betula* son consideradas como pioneras (o de prebosque) y por ello, conforme avanza la sucesión, se verán desplazadas por especies más competitivas en ambientes de baja luminosidad (*Acer*, *Abies*, *Fagus*, *Tsuga*..., BEAUDET & al., 1998). En consonancia con dichos trabajos, el papel pionero del abedul (*Betula celtiberica* Rotm. et Vasc.) en el norte peninsular, y su sustitución por otras especies ha sido citado profusamente (BLANCO & al., 1997, LOIDI & al., 1997, RUIZ DE LA TORRE, 1971), sin embargo, a pesar de la reiteración de estas afirmaciones, no conocemos ningún trabajo que establezca observaciones sistematizadas para esclarecer este proceso en la Península Ibérica.

El objetivo de este trabajo es reconstruir, mediante técnicas dendrocronológicas, la historia reciente de un abedular-hayedo en el Parque Natural de Urquiola. La construcción de este modelo dinámico nos permitiría contestar algunas de las hipótesis existentes sobre los mecanismos que operan este proceso. Y sobre todo, contrastar si el abedul puede estar siendo sustituido por el haya (*Fagus sylvatica* L.). Para ello hemos estudiado los anillos de creci-

miento de ambas especies, las más abundantes del bosque, y las que se encuentran en los dos extremos del gradiente sucesional.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

El bosque estudiado encuentra en el paraje de Txupitaspe (30TWN27), en las inmediaciones del puerto de Urkiola, dentro del Parque Natural de Urquiola (Vizcaya). Sobre substrato ácido (arenisca), se sitúa entre los 500 y 600 metros de altitud en una ladera expuesta al noreste con una fuerte pendiente que oscila entre 21 y 38° de inclinación. El estudio se realizó en una parcela de 2,5 Ha en la que desde 1997 viene estudiándose la dinámica del bosque (LASKURAIN & al., 2001). En la actualidad existe un bosque cerrado dominado por abedules que se puede incluir en la asociación *Salici atrocinereae-Betuletum celtibericae* (LOIDI & al., 1997a). Presenta numerosos pies de hayas y otros árboles propios de las etapas maduras de la serie de vegetación, lo que muestra que se trata de un ejemplo de transición hacia la vegetación potencial. Ésta se corresponde con un hayedo acidófilo de la asociación *Saxifrago hirsutae-Fagetum sylvaticae* (ASEGINOLAZA & al., 1987, LOIDI & al., 1997b), que en este territorio cántabro-euskaldun ocupa territorios silíceos principalmente supratemplados. El límite inferior del ámbito de estos hayedos en la zona de estudio, se encuentra ligeramente por debajo de la parcela, por lo que el contacto con la vecina serie mesotemplada del robledal acidófilo (*Hypericho pulchri-Quercetum robori*) se halla muy próximo. Esta situación ecotónica enriquece el elenco de árboles presentes y contribuye a que se trate de un bosque excepcionalmente diverso (14 especies arbóreas), donde abedul y haya son las especies más abundantes (LASKURAIN & al., 2001).

### OBTENCIÓN Y PREPARACIÓN DE LAS MUESTRAS

Después de un análisis previo de la distribución diamétrica de los pies de la parcela, se dividieron los árboles en 4 clases diamétricas

([5-15], [15-25], [25-35] y >35 cm). Mediante un muestreo al azar se seleccionaron 15 individuos para cada clase y especie, exceptuando la clase mayor, para la cual se consideraron todos los individuos, por ser un número inferior a 15 (4 para el abedul y 8 para el haya). Para el barrenado se utilizó una barrena Hagloss, extrayéndose un testigo por individuo a una altura constante ( $50 \pm 5$  cm) y a favor de pendiente. Los testigos, una vez en el laboratorio, fueron montados en soportes, pulidos con lijas de gradación decreciente y teñidos con aceite de linaza para facilitar su análisis.

#### MEDICIÓN DE LOS ANILLOS Y SINCRONIZACIÓN

Los anillos fueron medidos utilizando análisis de imagen digital. Mediante un escáner se obtuvieron imágenes TIFF (en escala de grises) de las superficies pulidas de los testigos, dichas imágenes se analizaron mediante el programa Dendroscan 4.5 (VAREM-SANDERS & CAMPBELL, 1996). Dicho programa detecta los cambios bruscos de tono y realiza una medición de los anillos con una precisión de 0,01 mm. Las series fueron estandarizadas para llevar a cabo la datación cruzada (FRITTS, 1976, FRITTS & SWETNAM, 1989). Para la estandarización se empleó una función *spline* (COOK & PETER, 1981), con una longitud de onda de 21 años para ambas especies, por ser la que ofreció mejores resultados (correlaciones más altas entre las series) durante el proceso de sincronización. La estandarización se realizó mediante el programa ARSTAN (HOLMES & al., 1986). Las series estandarizadas fueron sincronizadas para detectar errores en la medición y anillos falsos o ausentes (FRITTS, 1976, STOKES & SMILEY, 1968). Aquellas muestras que no mostraron buenas correlaciones durante este proceso fueron eliminadas (3 series para el haya y 16 para el abedul).

Para corregir las edades de aquellas muestras que carecían de médula, se calculó, mediante la curvatura del último anillo, la distancia que falta hasta ésta y se estimó la edad de dicho tramo, considerando que el crecimiento en dicho tramo era el equivalente al crecimiento promedio de los tres anillos adyacentes (FRELICH & GRAUMLICH, 1994).

En el caso del abedul, al tratarse de una especie heliófila, con el fin de obtener la fecha de instalación, se realizó una corrección respecto a la altura de muestreo con la edad media que poseen los individuos a esta altura (50 cm). Este dato se obtuvo a partir de un estudio realizado en una zona de similares características en el Parque Natural de Urkiola (LOIDI & al., 1998) y fue de dos años. Dicha corrección no se aplicó al haya, ya que al ser una especie tolerante a la sombra (RUIZ DE LA TORRE, 1971), puede pasar mucho tiempo suprimida como plántula, por lo que la relación entre altura y edad puede ser muy variable. Este patrón está documentado para otras especies heliófilas y umbrófilas (ORWIG & ABRAMS, 1994), por ello, mientras para los abedules se tiene la fecha de instalación en la parcela, para el haya sólo se menciona el año en que alcanzó 50 cm de altura.

#### ELABORACIÓN DE UNA CRONOLOGÍA PROMEDIO

Una vez sincronizadas las series se elaboró una cronología promedio. La cronología promedio es una media de los índices de crecimiento de todas las series, obtenida tras la previa normalización de cada serie individual. De este modo son comparables individuos de muy distintas tasas de crecimiento, sin perder la varianza de cada serie.

#### DETECCIÓN DE PERTURBACIONES EN EL DOSEL ARBÓREO

Se utilizó el *porcentaje de cambio de crecimiento (%CC)* para detectar incrementos del crecimiento indicativos de perturbaciones en el dosel arbóreo. Esto permite eliminar pulsos climáticos a corto y largo plazo y cambios graduales debidos al envejecimiento (LORIMER & FRELICH, 1989; NOWACKI & ABRAMS, 1997). Se trata de una media móvil que compara en cada punto el promedio del crecimiento de los diez años precedentes con los diez posteriores.

$$\%CC = [(M_2 - M_1)/M_1] \times 100$$

Donde  $M_2$  = crecimiento en los diez años posteriores,  $M_1$  = crecimiento en los diez años

anteriores. Se considera que ha existido una liberación, cuando el valor es del 50%, esto es, el crecimiento de los diez años posteriores es superior en un 50% al de los diez años anteriores.

Esta técnica sólo tiene sentido si se aplica a especies con cierta tolerancia a la sombra, que son capaces de soportar una o varias supresiones a lo largo de su vida (ORWIG & ABRAMS, 1994). Por este motivo se calculó exclusivamente para el haya, ya que se trata de una especie tolerante a la sombra que sobrevive en muy distintas condiciones de luz (CANHAM, 1990, KOBE & al., 1995, RUIZ DE LA TORRE,

1971). Si bien este método generalmente se aplica a series individuales, en nuestro caso preferimos aplicarlo a la cronología promedio. La naturaleza del índice determina que para cada serie analizada se pierdan los primeros y los últimos diez años. Esta pérdida no es muy importante cuando se aplica a series largas, con más de cien años, pero en el caso que nos ocupa con numerosas series muy cortas, con 30-35 años, supondría perder un porcentaje muy importante de la información. Al calcularse el %CC para la cronología promedio, únicamente se pierden los diez años situados a ambos extremos de la cronología (Figura 1).

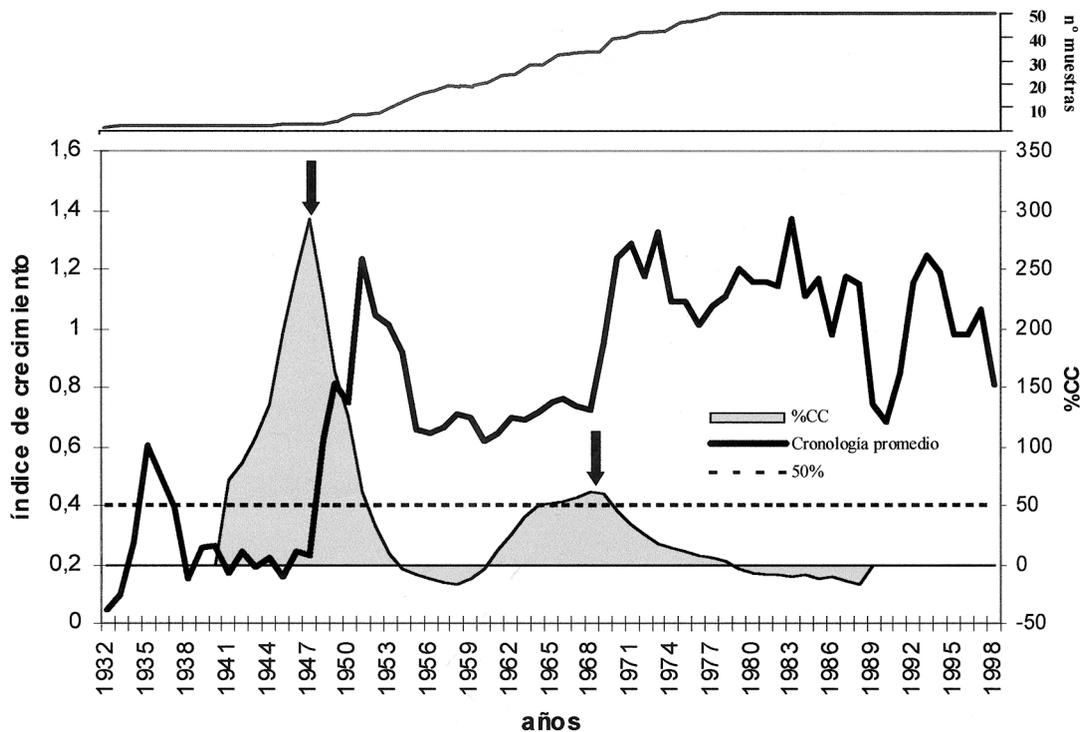


Figura 1.—Cronología promedio del haya (n = 50) y su porcentaje de cambio de crecimiento (%CC). La línea discontinua muestra el nivel del 50% considerado el umbral para estimar que ha existido una liberación. Las flechas indican el momento de la liberación. La gráfica superior indica el número de series individuales en que está basada la cronología promedio.

ENTREVISTAS Y CONSULTA EN ARCHIVOS

Con el fin de contrastar los resultados obtenidos mediante las técnicas dendrocronológicas, se realizaron entrevistas a los habitantes de los caseríos cercanos a la parcela y se visitaron los archivos municipales de Izurtza, municipio al que pertenece la parcela.

RESULTADOS

Como se muestra en la figura 1, el primer máximo de %CC se da en el año 1947. Incluye exclusivamente la información de 3 hayas cercanas entre sí. La proximidad de los individuos no permite saber si se trató de una perturbación que afectó a toda la parcela o fue sólo local. El segundo pico de %CC se produce en 1968, este valor refleja la información de 35

hayas repartidas por todo el bosque, por lo que se trata sin duda de una perturbación que se experimentó en toda la superficie estudiada.

El momento en que las hayas muestreadas alcanzaban los 50 cm presenta dos períodos bien diferenciados (Figura 2). Durante el primero, desde 1924 hasta 1947, apenas hay incorporaciones. En el segundo periodo, de 1947 en adelante, el reclutamiento del haya ha sido más o menos constante.

La figura 2 muestra los establecimientos de los abedules a lo largo del tiempo. Hay un periodo de reclutamiento más o menos regular desde 1950 hasta 1961, no habiendo ninguno antes de dicho periodo. A continuación, hay un intervalo de 5 años (1962-1966) sin reclutamientos, tras el cual hay un máximo de reclutamiento entre los años 1967 y 1970. Sólo dos de los abedules estudiados se han establecido con posterioridad a 1970.

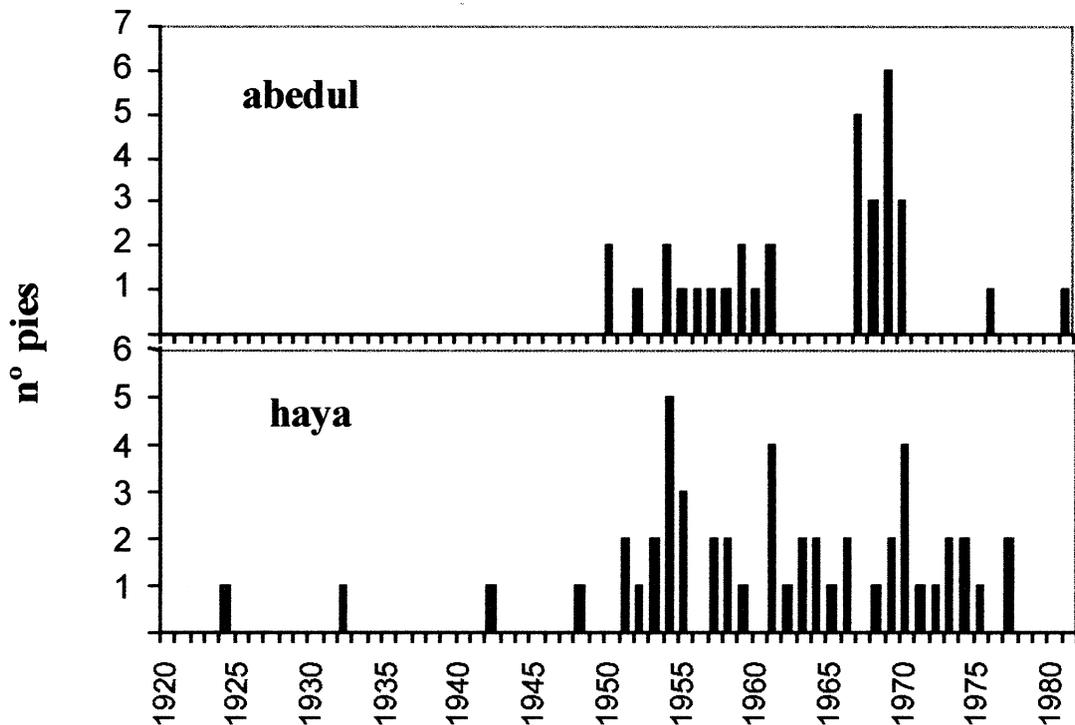


Figura 2.—Fechas de establecimiento de abedul y haya en la parcela. Téngase en consideración que, mientras para abedul se trata de emergencias, para el haya se trata del momento en que alcanzan 50 cm. de altura.

## DISCUSIÓN

Todo indica que el bosque original fue talado completamente a mediados de los años 40. La falta de abedules y la existencia de sólo tres hayas, cuyo establecimiento es anterior a estas fechas parece ratificar este suceso. Las pocas hayas que sobrevivieron a esta corta eran entonces plantones y su crecimiento llevaba con toda probabilidad varios años suprimido bajo el dosel del bosque, como indica su reducido crecimiento durante la primera mitad de la década de los cuarenta y el repentino aumento que experimentan en 1948 (Figura 1). Tras la corta se realizó una plantación de *Pinus radiata* D. Don que alcanzó al menos una densidad de 139 pies/Ha, como atestiguan los tocones que se han encontrado en la parcela (LASKURAIN & al., 2001). La distribución de dichos tocones es muy heterogénea, probablemente debido a que la supervivencia de las plántulas fue muy heterogénea dado el suelo muy pedregoso y poco profundo de algunas zonas. Las entrevistas realizadas en caseríos cercanos corroboran estos datos, así como la existencia en la parcela de abedules establecidos a principios de los 50, que dada su intolerancia a la sombra (PACKHAM & al., 1992) necesitan de la existencia de una apertura en el dosel arbóreo para su establecimiento. Tras la corta, las hayas se fueron instalando paulatinamente (Figura 2) a la sombra de los pinos y los abedules. La presencia de mayor número de hayas en la zona de la parcela donde hay más tocones de pino apoyaría esta hipótesis (LASKURAIN & al., 2001).

Hay varias razones para suponer la existencia de una segunda corta en 1967 que en este caso afectó fundamentalmente a los pinos: a) la existencia de un aumento generalizado en el crecimiento de las hayas, fenómeno que se aprecia con el máximo de %CC en 1968 (Figura 1); b) el repentino aumento en la tasa de establecimientos de los abedules a partir de 1967, lo cual podría ser fácilmente explicado por las condiciones de luminosidad posteriores a la tala (Figura 3). Esta llamativa respuesta tras la perturbación antrópica se debería a la gran capacidad de producción y dispersión de semillas de la especie, además de la capacidad para formar un importante banco de semillas en el suelo (CABALLERO & al., 1999,

THOMPSON & al., 1997); c) en el ayuntamiento de Izurtza existen registradas subastas de parcelas en la zona de «Txupitaspe» para la tala de su arbolado, las cuales comienzan en el año 67. En dichos registros se indica que se talaron «pinos insignis y leñosas», término este último que probablemente se refiere a especies caducifolias. Si bien el paraje de Txupitaspe es de una extensión bastante más amplia que la parcela, esta actuación bien podía haber afectado a la parcela de estudio.

La falta de establecimientos de abedul en el periodo anterior a la tala (1961-1966) y el nivel muy bajo desde 1970 puede deberse a que el dosel arbóreo se ha ido cerrando según el bosque ha ido madurando y, por consiguiente, las condiciones han cambiado radicalmente. La posibilidad de que esta ausencia pudiera estar relacionada con una limpia de la que se tiene noticia y que fue posterior a la tala, que pudiera haber afectado a los abedules más jóvenes, parece no sostenerse ante la comparación con lo que ocurre con las hayas, que no muestran tales anulaciones en la tasa de reclutamiento y desde la primera tala han continuado estableciéndose de modo ininterrumpido (Fig. 2).

Las perturbaciones naturales y las actuaciones selvícolas determinan de un modo decisivo la composición y estructura de los bosques (ABRAMS & al., 1998, BROWN & al., 1999). En zonas con un largo historial de manejo, como son la mayor parte de los bosques ibéricos, conocer el modo en que los diferentes usos forestales han incidido en la situación actual es un elemento de importancia crucial para el conocimiento del funcionamiento y la composición del bosque y, lógicamente, para el desarrollo y planificación de políticas de gestión selvícola. La carencia de datos históricos fiables, tanto sobre las actuaciones forestales como de las perturbaciones (fuegos, vientos, deslizamientos, etc) que han afectado a los bosques naturales ibéricos, hace de la dendroecología una técnica de gran interés para la reconstrucción de su historia reciente.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias a la colaboración del Parque Natural de Urkiola y en especial de su director Don Antonio Buesa Verdú, que apoyó este proyecto desde su inicio. Una ayuda a la investigación de Eusko Ikaskuntza y el proyecto de investigación de la UPV/EHU (UPV118.310-EB056/98) han contribuido a su financiación. También queremos agradecer a dos revisores anónimos cuyos comentarios han mejorado substancialmente la calidad del trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abrams, M. D., Ruffner, C. M. & DeMeo, T. E. —1998— Dendroecology and species co-existence in an old-growth *Quercus-Acer-Tilia* talus slope forest in the central Appalachians, USA—*For. Ecol. Manage.* 106 (1): 9-18.
- Arévalo, J. R. & Fernández-Palacios, J. M. —2000— Spatial distribution and regeneration in a laurel forest on Tenerife —*Proceedings 41<sup>st</sup> IAVS Symposium*: 87-89, Uppsala.
- Aseginolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Montserrat, G., Morante, G., Salaverría, M. & Uribe-Echevarría, P. —1987— Mapa de Vegetación de Álava, Bizkaia y Guipúzcoa. Hoja 87-II. Elorrio —Departamento de Urbanismo, Vivienda y Medio Ambiente, Vitoria-Gasteiz.
- Batista, W. B., Platt, W. J. & Macchiavelli, R. E. —1998— Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in an hurricane disturbed forest — *Ecology* 79(1): 38-53.
- Batek M. J., Rebertus, A. J., Schroeder, W. A., Haithcoat, T. L., Compas, E. & Guyette, R. P. —1999— Reconstruction of early nineteenth-century vegetation and fire regimes in the Missouri Ozarks— *J. Biogeogr.* 26 (2): 397-412.
- Beaudet, M. & Messier, C. —1998— Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple and beech seedling growing under a natural light gradient — *Can. J. For. Res.* 28(7): 1007-1015.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. —1999— *Ecología* — Ed. Omega, Barcelona, 1148 pp.
- Blanco, E. Casado, M. A., Costa, M., Escribano, R., García, M., Génova, M., Gómez, A., Gómez, F., Moreno, J. C., Morla, C., Regato, P. & Sainz Ollero, H. —1997— Los bosques ibéricos —Ed. Planeta, Barcelona, 572 pp.
- Brown, P. M., Kaufmann, M. R. & Shepperd, W. —1999— Long-term, landscape patterns of past fire events in a montane ponderosa pine forest of central Colorado — *Landscape Ecol.* 14 (6): 513-532.
- Caballero, I., Laskurain, N., Escudero, A., Loidi, J. & Olano, J. M. —1999— Estudio del banco de semillas de un abedular-hayedo en el Parque Natural de Urkiola (Bizkaia) — Actas de las XVII Jornadas de Fitosociología. Jaén. En prensa.
- Canham, C. D. —1990— Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia* — *Bull. Torrey Bot. Club* 117: 1-7.
- Cook, E. R. & Peters, K. —1981— The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies — *Tree-ring Bulletin* 41: 45-54.
- Devall, M. S., Parresol, B. R. & Armesto, J. J. —1998— Dendroecological analysis of a *Fitzroya cupressoides* and a *Nothofagus nitida* stand in the Cordillera Pelada, Chile —*For. Ecol. Manage.* 108 (1-2): 135-145.
- Fischer, A. —1992— Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction — *Vegetatio* 103: 93-104
- Frelich, L. A. & Graumlich, L. J. —1994— Age class distribution and spatial patterns in an old-growth hemlock-hardwood forest — *Can. J. For. Res.* 19: 1937-1947.
- Fritts, H. C. —1976— *Tree Rings and Climate* — Academic Press, London, 567 pp.
- Fritts, H. C. & Swetnam T. W. —1989— Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments — *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London, Vol. 19: 111-188.
- Gutiérrez Merino, E., Camarero, J. J., Tardif, J., Bosch, O. & Ribas, M. —1998— Tendencias recientes del crecimiento y la regeneración en bosques subalpinos del Parque Nacional d'Aigüestortes I Estany de Sant Maurici — *Ecología* 12: 251-283.
- Harcombe, P. A —1987— Tree life tables. Simple birth, growth and death data encapsulate life histories and ecological roles — *BioScience*. 37: 557-568.
- Holmes, R. L., Adams, R. K. & Fritts, H. C. —1986— *Users Manual for Program ARSTAN. Tree-ring chronologies of Western North America: California, eastern Oregon and Northern Great Basin.* Laboratory of Tree-Ring Research. The University of Arizona. 50-65 pp.
- Kobe, R. K., Pacala, S. W., Silander, J. A. jr. & Canham, C. D. —1995— Juvenile tree survivorship as component of shade tolerance — *Ecol. Appl.* 5(2): 517-532.
- Laskurain, N. A., Olano, J. M., Escudero, A., Herrera, J. & Loidi, J. —2001— Patrón espacial de la cubierta arborea de un abedular: Estudio preliminar — Cuadernos de sección de Eusko Ikaskuntza. En prensa.
- Lertzman, K. P. —1992— Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest — *Ecology* 73: 657-669.
- Loidi, J., Berastegi, A., Darquistade, A. & García-Mijangos, I. —1997a— Nuevos datos sobre los bosques secundarios (prebosques) del sector Cántabro-Euskaldun. *Lazaroa* 18: 165-172.
- Loidi, J., Biurrun, I. & Herrera, M. —1997b— La vegetación del centro-septentrional de España. *Itinera Geobot.* 9: 161-618.
- Loidi, J., Laskurain, N. A. & Herrera, J. —1998— Seguimiento de criterios de restauración de la vegetación natural en el Parque Natural de Urkiola — Informe Técnico para el Parque Natural de Urkiola.

- Lorimer, C. G. —1980— Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest — *Ecology* 61 (5): 1169-1184.
- Lorimer, C. G. & Frelich, L. E. —1989— A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests — *Can. J. For. Res.* 19: 651-663
- Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Shibata, M., Abe, S., Masaki, T. & Niiyama, K. —1992— Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan — *Vegetatio* 103: 105-112.
- Nowacki, G. J. & Abrams, M. D. —1997— Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-oringin oaks — *Ecol. Monogr.* 67(2): 225-249.
- Orwig, D. A. & Abrams M. D.—1994— Contrasting radial growth and canopy recruitment patterns in *Liriodendron tulipifera* and *Nyssa sylvatica*: gap obligate versus gap facultative tree species — *Can. J. For. Res.* 24: 2141-2149.
- Orwig, D. A. & Abrams, M. D.—1999— Impacts of early selective logging on the dendroecology of an old-growth, bottomland hemlock-white pine-northern hardwood forest on the Allegheny Plateau — *J. Torrey Bot. Soc.* 126 (3): 234-244.
- Packham, J. R., Harding, D. J. L., Hilton, G. M. & Stuttard R. A. —1992— Functional ecology of woodlands and forests — Chapman & Hall, London, 408 pp.
- Parker A. J. Parker K. C. Wiggins-Brown H. —2000— Disturbance and scale effects on southern old-growth forests (USA): The sand pine example — *Natural Areas Journal*. 20(3): 273-279.
- Ruiz de la Torre, J.—1971— Árboles y arbustos de la España peninsular—Instituto Forestal de Invest. y Exp. , Madrid, 512 pp.
- Stokes, M. & Smiley, T. L.—1968— An introduction to Tree-ring dating — The University of Arizona Press, Tucson, 73 pp.
- Tapper P.-G. —1996— Tree dynamics in a successional *Alnus-Fraxinus* woodland—*Ecography* 19: 237-244.
- Thompson, K., Bakker, J. & Bekker, R. —1997— The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Oxford University Press. 276 pp.
- Varem-Sanders, T. M. L. & Campbell, I. D. —1996— DendroScan: A tree-ring width and density measurement system — Special report. Canadian Forest Service. The Northern Forestry Centre 10, 131 pp.
- Whitney G. G. —1984— Fifty years of change in the arboreal vegetation of Heart's Content, an old-growth hemlock-white pine-northern hardwood stand — *Ecology*. 65(2):403-408.
- Woods, K. D. —2000— Dynamics in late successional hemlock-hardwood forests over three decades — *Ecology* 81(1): 110-126.
- Zhang, Q. B., Alfaro, R. I. & Hebda, R. J. —1999— Dendroecological studies of tree growth, climate and spruce beetle outbreaks in Central British Columbia, Canada — *For. Ecol. Manage.* 121 (3): 215-225.