

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

**Heterogeneidad espacial y temporal en el dosel de un
pinar de *Pinus sylvestris* L. Implicaciones en el
sotobosque**

Memoria de Tesis

Celia Martínez Alonso

Madrid, 2007

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

**Heterogeneidad espacial y temporal en el dosel de un
pinar de *Pinus sylvestris* L. Implicaciones en el
sotobosque**

Memoria de Tesis

Celia Martínez Alonso

VºBº Director

VºBº Director

Fdo.: Fernando Valladares Ros

Fdo.: Manuel López Arias

2007

Presidente del Tribunal

Fdo.:

Vocal 1º

Vocal 2º

Fdo.:

.....

Fdo.:

.....

Vocal 3º

Secretario

Fdo.:

.....

Fdo.:

.....

A Pablo

Agradecimientos

En primer lugar me gustaría dar las gracias a Fernando Valladares y Manuel López Arias, directores de esta tesis, por haberme apoyado y acompañado en el mundo de la investigación durante estos cuatro, casi cinco, años.

A Fernando por estar en todo momento, por haberme enseñado tanto y por su constante apoyo en esta tesis y en otras cosas, ya que en parte es culpable de que estas últimas líneas las escriba desde Costa Rica, gracias Fernando.

A Manolo por haberme dado la oportunidad de disfrutar de Valsaín y por haber estado hasta el final, aun ya no estando por el INIA.

También me gustaría agradecer a todos los compañeros del INIA, que tan pacientemente me ayudaron en todo este tiempo. Gracias Rosa por estar al pie del cañón, gracias Ana por los momentos compartidos y tus valiosas correcciones. Gracias Jose Manuel, Jose, Isa, Mayte, Charo, Angeles, Rocío, Ana, Diego, Jacobo, Bernardo, y a nuestra Lola. Gracias a Mila y a Pepe por el valioso trabajo que habéis realizado en Valsaín durante todos estos años. Gracias Pepe por tu ayuda en el monte, ya sabes que sin tus viajes a Valsaín esta tesis no sería lo que es.

A todos los compañeros del INIA que por los pasillos me animaron y se preocuparon por la marcha de la tesis.

No me quiero olvidar de todas las personas que me echaron una mano desinteresada con el trabajo de campo en Valsaín, gracias Ángel, Juan, Braulio, Pablo, Elena, Belén, Nacho, Carolina, Susi, Rocío, Fernando, Bea...

Gracias a los compañeros del CSIC, Silvia, David y David, por vuestra ayuda con el SADIE y otros temas.

Gracias a Robert W. Pearcy por las sugerencias en Valsaín.

Gracias a Chehu por las enseñanzas con los "añillos de los pinos".

Gracias a Javier Donés por todo su apoyo desde el Centro de Montes de Valsaín.

Gracias a los amigos de siempre: Nacho, Ignacio, Sara, Esti, Elena, Susi, Jaime, Almu, Luisa, Miguel, Berta, Victor, Felipe, Nuria, Elena, Agata...

Gracias a mi familia, Ángel, Isabel, Juan, a mi abuela Isa, a Mela, Braulio, Javi e Irini por su apoyo incondicional y por estar ahí en todo momento y animarme a terminar y seguir adelante.

Gracias en especial a Pablo por todos sus ánimos, mimos, cariños y apoyo.

Esta tesis ha sido realizada gracias a una beca Predoctoral de Formación de Investigadores del INIA, en su convocatoria de 2001. Las experiencias se han realizado en el Departamento de Protección Forestal en el CIFOR-INIA, y en el Centro de Ciencias Medioambientales del CSIC, dentro del Proyecto Pan-Europeo para el Seguimiento Intensivo y Continuo de los Ecosistemas Forestales, Red de Nivel II, que se inició a nivel europeo en 1994 (ICP-Forest 2004).

RESUMEN

En esta tesis se aborda el estudio de la dinámica del dosel de un pinar de silvestre desde dos puntos de vista, temporal y espacial. Los objetivos principales son: a) estudiar la variabilidad espacial y temporal del ambiente lumínico bajo el dosel del pinar; b) caracterizar la vegetación leñosa y herbácea del sotobosque del pinar y su relación con el ambiente lumínico y la humedad del suelo, así como identificar las relaciones espacialmente explícitas entre dichas variables y la vegetación; c) analizar la variabilidad climática y ambiental a lo largo de un periodo de más de diez años, y su influencia en variables ecológicas clave del bosque. Asimismo, se discuten las relaciones entre la heterogeneidad abiótica, impuesta por la variabilidad espacio-temporal del ambiente lumínico y otras variables ambientales, y la dinámica del pinar, considerando los distintos estratos de vegetación.

La tesis se realizó en un pinar de *Pinus sylvestris* L. localizado en la Cuenca de los Acebos, en los montes de Valsaín, en la provincia de Segovia. Para realizar el trabajo de campo se utilizaron tres parcelas experimentales permanentes dentro de la cuenca, localizadas a diferentes cotas, con orientación este. Las tres parcelas se encuentran dentro de una red de 15 parcelas que se instalaron en toda la cuenca en el año 1991, dentro del marco del proyecto "PROECOFORREST" (Proyecto INIA-8149). También se utilizaron dos parcelas en el exterior del pinar, como parcelas control.

Se evaluaron las características estructurales del dosel y sus propiedades ópticas mediante el análisis de la radiación del sotobosque. Se comparó la efectividad de los métodos de estimación de la radiación lumínica, mediante estimación directa, utilizando sensores de radiación lumínica PAR, e indirecta, mediante fotografía hemisférica. También se evaluó la estimación del índice de área foliar (LAI), a partir de estimaciones directas e indirectas.

Se describen las relaciones entre el ambiente lumínico del sotobosque y la vegetación, considerando dos estratos dentro del sotobosque, la vegetación leñosa y la vegetación herbácea. Se estudiaron también las relaciones espacialmente explícitas entre la radiación lumínica y la vegetación del sotobosque. Se evaluó la relación entre la heterogeneidad espacial tanto de la radiación lumínica como de la humedad de suelo, con la vegetación herbácea, en ausencia de herbivoría por ganado y mamíferos salvajes.

El estudio temporal de la dinámica del dosel se realizó mediante la elaboración de una base de datos de más de 10 años, en la que se recopiló información sobre la dinámica del desfronde, la descomposición química del mismo, la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde y las variables climáticas precipitación y temperatura. Mediante el estudio detallado de los anillos de crecimiento de los individuos adultos de pino silvestre se determinaron sus variaciones en el crecimiento secundario, también en la última década. Se evaluaron las relaciones temporalmente explícitas entre las variables del dosel y las variables ambientales.

Los resultados obtenidos mostraron que la estructura del dosel influyó significativamente en la radiación disponible en el sotobosque. Se observó una alta correlación entre las medidas directas e indirectas de la radiación lumínica y del LAI. El clima afectó a la variabilidad de esta última variable en el caso de las estimaciones directas, ya que influyó significativamente en la caída de las hojas. Las relaciones entre las medidas directas e indirectas del LAI se vieron afectadas por un alto grado de empaquetamiento de las acículas.

Existió una influencia no lineal de la radiación lumínica sobre la vegetación leñosa del sotobosque, con un umbral neto en torno al 40% de la radiación global incidente por encima del cual la cobertura y la riqueza tendieron a aumentar con la radiación. La influencia de la radiación lumínica en la estructura y riqueza de las comunidades leñosas del sotobosque fue moderada, incluso imperceptible en varios puntos de muestreo, lo que reveló la importancia de factores edáficos y otros relacionados con la intervención humana. La humedad del suelo (estimada indirectamente y expresada como contenido volumétrico de agua) fue superior al 20 % en todos los puntos y momentos del año estudiados no influyendo significativamente en la estructura espacial y la composición de la vegetación. Los patrones espaciales de la vegetación herbácea observados se relacionaron con el ambiente lumínico, tanto con la luz directa como con la difusa, llegando a influir en la presencia o ausencia de especies, siempre que dicho umbral fue igual o superior al 40 % de la radiación disponible. Por debajo del 40 % de radiación no se observaron correlaciones significativas entre la luz y la cobertura y diversidad de la vegetación herbácea.

La temperatura afectó principalmente a la cantidad de desfronde y a su estacionalidad. La caída de las acículas tuvo una estacionalidad más adelantada en Valsaín que en latitudes más septentrionales y características para la especie. La estacionalidad de la concentración de N y P en el desfronde, con mínimos a finales del verano y máximos en invierno, se relacionó negativamente con la caída de acículas, revelando eficaces procesos de retranslocación de nutrientes. En los años secos, la concentración de estos elementos en la acícula fue mayor, generando una pérdida importante de nutrientes esenciales para el árbol. Los años con pocas precipitaciones, como 1994 y 1995, no sólo se relacionaron negativamente con el crecimiento anual de los anillos de los árboles, sino también con un mayor desfronde. El ritmo trianual en la producción de piñas se vio adelantado como consecuencia de variaciones de temperatura y precipitación durante la inducción de las yemas.

En resumen, la tesis contribuye desde la ecología a la gestión y manejo del bosque en un escenario de cambio global mediante un mejor entendimiento de las causas y consecuencias de la heterogeneidad espacial y temporal de factores abióticos clave en un pinar mediterráneo de montaña de pino silvestre.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	3
Estructura del dosel y ambiente lumínico en el sotobosque	5
Variabilidad espacial y temporal de los ecosistemas	7
Los pinares de Valsaín y el pino silvestre	8
Hipótesis, objetivos y estructura de la tesis	9
Bibliografía	11
DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	19
I. Localización y características generales	19
II. Geología y edafología	20
III. Condiciones climáticas	20
IV. Vegetación	22
V. Selección de las parcelas experimentales	22
VI. Bibliografía	23
CAPÍTULO 1: CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DEL DOSEL, DINÁMICA DEL DESFRONDE Y AMBIENTE LUMÍNICO EN EL SOTOBOSQUE	27
I. INTRODUCCIÓN	27
Objetivos e hipótesis	30
II. MATERIAL Y MÉTODOS	31
1. Estructura del dosel	31
1.1. Desfronde anual	32
1.2. Dinámica de las acículas del dosel	33
2. Propiedades ópticas del dosel	34
2.1. Estimación del índice de área foliar (LAI, <i>Leaf area index</i>)	36
2.2. Cálculo del área foliar específica (SLA, <i>Specific leaf area</i>)	37
2.3. Cálculo del nivel de empaquetamiento de las acículas	37
2.4. Cálculo del coeficiente de extinción lumínica	38
3. Tratamiento de datos y análisis estadístico	38

III. RESULTADOS	40
1. Características estructurales del pinar y del dosel del bosque	40
2. Caracterización y dinámica del desfronde	42
3. Características ópticas del dosel y de la radiación en el sotobosque	43
IV. DISCUSIÓN	49
Conclusiones	52
V. BIBLIOGRAFÍA	53

CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA ESPACIAL DE LA RADIACIÓN LUMÍNICA EN EL SOTOBOSQUE Y SU INFLUENCIA EN LA VEGETACIÓN LEÑOSA **61**

I. INTRODUCCIÓN	61
Objetivos e hipótesis	63
II. MATERIAL Y MÉTODOS	64
1. Propiedades ópticas del dosel y estructura espacial de la luz en el sotobosque	64
2. Estudio de las comunidades leñosas del sotobosque	64
3. Análisis de relaciones espaciales entre variables	66
4. Tratamiento de datos y análisis estadístico	66
III. RESULTADOS	68
1. Estructura y propiedades ópticas del dosel del pinar	68
2. Estructura espacial de la luz del sotobosque	70
3. La vegetación leñosa del sotobosque	72
4. Relación entre el ambiente lumínico y la vegetación leñosa	79
5. Relaciones espacialmente explícitas entre el ambiente lumínico y la vegetación leñosa	82
IV. DISCUSIÓN	88
Conclusiones	91
V. BIBLIOGRAFÍA	92

CAPÍTULO 3: INFLUENCIA DE LA RADIACIÓN LUMÍNICA Y LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA EN LAS COMUNIDADES HERBÁCEAS DEL SOTOBOSQUE **99**

I. INTRODUCCIÓN	99
Objetivos e hipótesis	101
II. MATERIAL Y MÉTODOS	102
1. Radiación lumínica y humedad del suelo en el sotobosque	102
2. La vegetación herbácea del sotobosque	102
3. Patrón espacial de la vegetación herbácea y las variables ambientales	103

4. Tratamiento de datos y análisis estadístico	104
III. RESULTADOS	106
1. Radiación lumínica y humedad del suelo en el sotobosque	106
2. Estructura espacial de la humedad del suelo y la radiación lumínica	107
3. La vegetación herbácea del sotobosque	108
4. Estructura espacial de la vegetación herbácea	111
5. Relación de la vegetación herbácea con la radiación lumínica y la humedad del suelo	113
6. Relaciones espacialmente explícitas de la vegetación herbácea con la radiación lumínica y la humedad del suelo	116
IV. DISCUSIÓN	119
Conclusiones	121
V. BIBLIOGRAFÍA	122
VI. ANEXOS	126

CAPÍTULO 4: INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DINÁMICA TEMPORAL DEL DOSEL Y EN EL CRECIMIENTO **133**

I. INTRODUCCIÓN	133
Objetivos e hipótesis	135
II. MATERIAL Y MÉTODOS	137
1. Precipitación y temperatura	137
2. Desfronde	138
2.1. Contenido de nutrientes de las acículas de desfronde	138
3. Crecimiento anual de los pinos adultos	139
4. Análisis de tendencias, estacionalidad y cambios en las series temporales	140
5. Tratamiento de datos y análisis estadístico	141
III. RESULTADOS	143
1. Precipitación y temperatura	143
2. Variación temporal del desfronde	146
2.1. Contenido de nutrientes en las acículas de desfronde	147
3. Crecimiento anual de los pinos	150
4. Relación entre la variabilidad climática, el crecimiento anual de los árboles y el desfronde	151
IV. DISCUSIÓN	158
Conclusiones	161

V. BIBLIOGRAFÍA	162
VI. ANEXOS	167
DISCUSIÓN GENERAL	171
<hr/>	
Limitaciones del estudio y perspectivas futuras	177
Bibliografía	178
CONCLUSIONES GENERALES	187
<hr/>	

ABREVIATURAS

ANOVA	Análisis de la varianza
α	Nivel de significación
A₀	Rango del semivariograma
AIC	Criterio de información de Akaike (<i>Akaike's information criterion</i>)
Al	Aluminio
B	Boro
C	Carbono
Ca	Calcio
CJPS	Cobertura de juveniles de pino silvestre
C₀	<i>Nugget</i> del semivariograma
C₀ + C	Asíntota del semivariograma o <i>sill</i>
COLN	Cobertura de leñosas
Cramo	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.
Cu	Cobre
Cysco	<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link.
D.E.	Desviación estándar
DFA	Análisis de factores dinámicos (<i>Dynamic factor analysis</i>)
DHB	Diámetro normal del tronco a 1,30 m de altura
Dpc	Diámetros proyectados de la copa
DSF	Proporción radiación solar directa sin interferencias en el cielo
f_{abs}	Fracción pérdida masa por abscisión (<i>fractional mass loss on abscision</i>)
Fe	Hierro
g.l.	Grados de libertad
Geflo	<i>Genista florida</i> L.
GndCover	Fracción de suelo cubierta por el dosel del bosque
GSF	Proporción de la radiación total bajo el dosel del bosque
H	Altura máxima del árbol
h	Periodo de retorno
Hrv	Altura de la primera rama verde
I_a	Nivel de empaquetamiento (<i>cluster index</i>)
Ileaq	<i>Ilex aquifolium</i> L.
ISF	Proporción radiación solar difusa sin obstrucciones en el cielo
Juco	<i>Juniperus communis</i> L. ssp. <i>nana</i> Syme
JSP	Individuos juveniles de pino silvestre

Abreviaturas

K	Coeficiente de extinción lumínica
K	Constante de Ripley
K	Potasio
I_o	Nivel de empaquetamiento (<i>cluster index</i>)
LAI	Índice de área foliar (<i>leaf area index</i>)
m.s.n.m.	Metros sobre el nivel del mar
Mg	Magnesio
Mn	Manganeso
N	Nitrógeno
P	Fósforo
PI	Parcela inferior
PM	Parcela del medio
PPFD	Porcentaje de la densidad de flujo fotosintético
PS	Parcela superior
Q_o	Radiación incidente en el extremo superior del dosel
Q_t	Radiación incidente en distintos puntos del dosel
Queil	<i>Quercus ilex</i> L.
Quepy	<i>Quercus pyrenaica</i> Willd.
Roca	<i>Rosa canina</i> L.
Ropo	<i>Rosa pouzinii</i> Tratt.
Ruul	<i>Rubus ulmifolius</i> Schott.
S	Azufre
SLA	Área específica foliar (<i>specific leaf area</i>)
TDR	Reflectometría temporal
V	Índice de agrupación
VCC	Volumen con corteza
V_i	Media del índice de agrupación para las manchas
VisSky	Fracción de cielo visible
V_j	Media del índice de agrupación para los claros
VSC	Volumen sin corteza
W_t	Peso del material a descomponer en el tiempo t
Zn	Zinc



Introducción General

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques del planeta cubren el 30 % del área terrestre, y en Europa representan el 46 % de la superficie (FAO 2005). El 34 % de los bosques mundiales tienen como función primaria la producción de madera y productos derivados (FAO 2005), aunque más de la mitad se utilizan para la producción en combinación con otras funciones, como protección del suelo y agua, conservación de la biodiversidad o fines recreativos. El uso de los sistemas forestales influye de manera determinante en los sumideros de carbono y en los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas (Pausas 1993). El papel de los bosques como sumideros de carbono es en la actualidad uno de los aspectos que despierta más interés en todos los ámbitos de la sociedad, debido al incremento de gases efecto invernadero en la atmósfera (UNFCCC 2002). En el mundo se calcula que el carbono retenido en el conjunto de la biomasa forestal supera el 50 % de la cantidad de carbono en la atmósfera (FAO 2005). Mientras que la deforestación, degradación y mala ordenación de los montes reducen el almacenamiento de carbono, la ordenación y manejo sostenible de los bosques puede contribuir a aumentar su retención (Groen *et al.* 2006). Toda esta gran diversidad de funciones ambientales y socioeconómicas del bosque hace que sea sumamente importante el estudio del funcionamiento de los ecosistemas forestales.

La gestión sostenible de los bosques supone la integración de la explotación forestal con el mantenimiento de la biodiversidad y la función del ecosistema (Castillo *et al.* 2003). El conocimiento ecológico y el estudio de los procesos que se producen en los bosques son fundamentales para realizar una buena gestión de los mismos, así como para comprender los procesos naturales que en ellos se producen (Blanco 2004). Para utilizar sistemas selvícolas adecuados es necesario conocer aspectos como los procesos ecológicos, la disponibilidad de nutrientes, la composición de especies de dichos sistemas, etc. En este sentido se han desarrollado algunos trabajos sobre los ciclos de nutrientes en sistemas forestales (Blanco 2004, De la Cruz 2006, López Arias 1991), si bien estos estudios abarcan sólo los aspectos nutricionales de entrada y salida de elementos en los ecosistemas.

Las condiciones de cambio climático previstas para las próximas décadas aumentarán la vulnerabilidad de los ecosistemas forestales ante perturbaciones como el fuego o las plagas (Dale *et al.* 2000). Los cambios ambientales producidos a escala global son incontrolables por los gestores de los montes, pero resaltan la importancia de la gestión de los ecosistemas como herramienta para poder conseguir no sólo un buen manejo y conservación de los mismos, sino también atenuar su vulnerabilidad ante el cambio global (Blanco *et al.* 2005). Los principales cambios ambientales, como por ejemplo el aumento de la temperatura, la alteración del régimen de precipitaciones, el incremento del CO₂ atmosférico, la lluvia ácida, etc., que se producen en la actualidad hacen que la gestión forestal se tenga que adaptar tanto a las nuevas demandas de la sociedad como a las nuevas limitaciones que este cambio global impone (Castillo *et al.* 2003). Resulta indudable que este escenario cada vez más complejo necesita del

conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas forestales para poder abordar los nuevos desafíos (Sabaté *et al.* 2004).

El clima mediterráneo tiene como rasgo fundamental la variabilidad temporal y espacial, lo que tiene importantes consecuencias ecológicas y evolutivas en las interacciones entre especies y el medio (Peñuelas *et al.* 2004, Zamora y Pugnaire 2000, Zavala 2004). El periodo de sequía condiciona la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas naturales de manera diferente según sean estos sistemas tropicales, boreales o mediterráneos (Valladares 2003, 2005). La sequía estival, junto con la variabilidad interanual de precipitaciones, condicionan el reclutamiento de árboles y arbustos en clima mediterráneo (Pigott y Pigott 2003). Así pues, el agua tiene en las regiones mediterráneas un papel fundamental en la fisiología de las plantas y en su desarrollo (Sánchez-Gómez 2006). La tolerancia al estrés hídrico marca la diferencia de las distintas estrategias de las plantas en estos ambientes, y marca los límites de distribución de muchas especies (Zavala *et al.* 2000).

Los pinares mediterráneos de montaña se consideran importantes por sus recursos madereros, pero son pocos los estudios que abordan su importancia ecológica y ambiental (Blanco 2004). Con la presión creciente que existe en el planeta por los recursos maderables (FAO 2005), se considera fundamental el conocimiento de los procesos ecológicos y ambientales que en estos sistemas se producen, si no queremos que en pocos años la presión que sufren estos bosques influya negativamente en su desarrollo. Es necesario, por tanto, alcanzar un equilibrio entre la explotación de los recursos y su conservación, y para ello es crucial un mejor entendimiento de los sistemas forestales. El problema actual de la gestión de los montes es compatibilizar modelos de gestión que prevengan la degradación de los ecosistemas y que generen un adecuado nivel de producción que mantenga el nivel creciente de demanda de productos y servicios forestales (Blanco *et al.* 2005, Valladares 2004).

Los pinares son una de las grandes riquezas naturales que posee la Sierra de Guadarrama. Estas masas forestales juegan un papel fundamental en la economía de los pueblos de montaña y actualmente son utilizados de forma muy diversa, desde el aprovechamiento de madera hasta el uso recreativo (Costa *et al.* 1998). Todas estas actividades deben ser compatibles con el mantenimiento y conservación de los bosques, por lo que se hace necesaria la investigación sobre el funcionamiento de estos ecosistemas para llegar a una gestión y ordenación sostenible. Son muchos los trabajos que han estudiado el pino silvestre desde el punto de vista de la silvicultura, tanto en España (e.g. Del Río 1999, Del Río *et al.* 1997, García-Abejón y Gómez-Loranca, 1984, Gómez-Loranca y Montero 1989, Montero *et al.* 2000b, Rojo 1994), como en Europa (e.g. Morling y Valinger 1999, Pukkala *et al.* 1998, Valinger *et al.* 2000). La madera de este pino es de gran interés comercial por lo que la mayoría de los estudios se derivan del interés silvícola y maderero de la especie, siendo muy escasos los trabajos con un enfoque ecológico o de conservación con una perspectiva funcional (Castro *et al.* 2004, Sabate *et al.* 2002,). Es necesario un mayor entendimiento de los efectos directos e

indirectos que tienen las actividades selvícolas sobre los procesos que controlan la disponibilidad de nutrientes y los procesos ecológicos de los ecosistemas forestales (Landsberg y Gower 1997). Y viceversa, es preciso entender mejor los efectos directos e indirectos del cambio global sobre la eficacia de las actividades selvícolas (Gracia *et al.* 2001). Existe poca información de los procesos ecológicos que operan en los bosques de silvestre, sobre todo en aquellos afectados por el rigor del clima mediterráneo y que se encuentran en el límite sur de la amplia distribución de esta especie. Pocos trabajos se han detenido en el estudio de aspectos ecológicos básicos como el ambiente lumínico como factor ecológico, particularmente en ambientes mediterráneos (Valladares y Guzmán 2006), y menos aún los trabajos centrados en describir estos aspectos en pinares de pino silvestre intervenidos (Martínez-Alonso y Valladares 2005, Riaño *et al.* 2004). Son por todo ello particularmente importantes los estudios en bosques intervenidos. Los pinares de pino silvestre de Valsain son de gran interés a este respecto por el excelente registro de su centenaria gestión.

Estructura del dosel y ambiente lumínico en el sotobosque

La influencia de la estructura del dosel en los procesos ecológicos que se producen en un bosque se considera un aspecto fundamental en el estudio de las comunidades vegetales (Norman y Campbell 1991). Las estrategias que desarrollan las plantas para su supervivencia y su relación con el medio que les rodea, no sólo dependen de cambios entre la vegetación y su ambiente, sino también de las estrategias evolutivas internas. Esto se refleja en la actividad vital de los organismos y en las particularidades de su crecimiento y desarrollo (Reich *et al.* 2003). Las relaciones entre el dosel y la estructura de la vegetación del sotobosque se ha estudiado en ambientes no mediterráneos, sobre todos en sistemas tropicales (Cournac *et al.* 2002). En ambiente mediterráneo los bosques esclerófilos de encinas y alcornoques ocupan los pocos estudios de este tipo desarrollados hasta el momento (Valladares y Guzmán 2006).

La descripción cuantitativa de la morfología y estructura del dosel de los bosques es compleja ya que generalmente varían notablemente tanto en el espacio como en el tiempo (Norman y Campbell 1991). Algunas características como el índice de área foliar (LAI), el nivel de empaquetamiento de las hojas o el coeficiente de extinción lumínica son variables difíciles de definir en un dosel, donde el crecimiento y desarrollo de las hojas o acículas están fuertemente influenciados por factores ambientales como la temperatura, la precipitación o el viento (Chen y Black 1992, Gower *et al.* 1999, Pereira y Shaw 1980). En bosques de coníferas estas medidas son difíciles y escasas por las características estructurales de las acículas, por lo que aun se requiere más investigación en esta área (Jurik *et al.* 1985, Pronk *et al.* 2003).

La luz es uno de los recursos más importantes para el crecimiento y desarrollo de la vegetación en el sotobosque (Chazdon 1988, Valladares 2003). La regeneración de las masas forestales se produce en un ambiente donde con frecuencia las nuevas plántulas

se encuentran con situaciones de luz limitantes (Maestre 2002, Valladares *et al.* 2005). Esta situación se complica en zonas de clima mediterráneo por el simultáneo impacto de la sequía. La combinación de sombra y sequía supone un difícil compromiso funcional para las plantas que dista de estar resuelto evolutivamente y que está generando interesantes estudios con especies mediterráneas (Niinemets y Valladares 2006, Sánchez-Gómez *et al.* 2006).

El análisis de la radiación lumínica en el sotobosque, sus causas y consecuencias, es crucial para el entendimiento de los factores que determinan la dinámica del bosque (Valladares 2003). El entendimiento de la luz como factor ecológico y evolutivo requiere de buenas mediciones espacialmente explícitas y no sólo estimaciones de la disponibilidad promedio de luz en condiciones naturales (Valladares 2004). El patrón de distribución de la vegetación está influenciado por numerosos procesos que actúan simultáneamente. Los recursos edáficos, las interacciones entre especies, ya sean de competencia o facilitación, la presencia de ambientes adecuados para la germinación de semillas y desarrollo de plántulas y otros procesos aleatorios condicionan de manera determinante la distribución de especies vegetales (Callaway 1995, Zamora *et al.* 2004).

La luz proporciona energía que es utilizada por las plantas para realizar la fotosíntesis, siendo uno de los factores que condicionan de manera más intensa los mecanismos de fotorregulación en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Valladares 2003). Los rangos de luz que llegan al sotobosque varían mucho en función del tipo de bosque. Así en el sotobosque de árboles caducos sometidos a sequía los rangos pueden superar el 50 % de la radiación disponible a cielo descubierto, en bosques densos de coníferas varían entre 10-15 %, llegando hasta tan sólo un 0,5 % en bosques densos e incluso menos de 0,1 % en bosques tropicales maduros en zonas lluviosas (Barnes *et al.* 1998). Además de esta variedad de escenarios que se pueden observar en la naturaleza, la propia luz puede ser muy variable en el tiempo y en el espacio (Canham *et al.* 1990, Pearcy 1989, Valladares 2003). El dosel de un bosque nunca es totalmente cerrado, por lo que deja entrar diferentes cantidades de luz en función de sus características estructurales formando ambientes heterogéneos espacial y temporalmente (Valladares 1999). Los cambios en el ambiente lumínico asociados a cambios sucesionales son relativamente lentos, permitiendo a muchas especies de plantas anticiparse y responder (Valladares *et al.* 2004). Otros cambios que provocan ambientes lumínicos heterogéneos son las aperturas en el dosel por muerte o caída de árboles. Son estas aperturas las que permiten nuevas entradas de luz que contribuyen sustancialmente a la cantidad de luz que llega al sotobosque a las que hay que sumar los destellos de sol, generalmente breves e impredecibles, resultantes de la multitud de pequeñas discontinuidades que existen en todo dosel forestal (Percy 1990). Estos destellos pueden tener diferente duración, desde segundos a minutos, y favorecen la heterogeneidad espacial de la luz (Chazdon 1988). Las plantas difieren en su capacidad para aprovechar los destellos de sol mediante la fotosíntesis, aunque en general las especies bien adaptadas a la sombra son más eficaces a la hora de aprovechar fotosintéticamente los mismos (Percy 1990).

Las medidas cuantitativas de la radiación solar en los bosques son fundamentales para ahondar en el entendimiento de las adaptaciones morfológicas y ecofisiológicas de los sistemas forestales, además de para evaluar el papel que juega la luz en la estructura espacial y dinámica de las comunidades vegetales (Engelbrech y Herz 2001, Pearcy 1989). El conocimiento del ambiente lumínico en ecosistemas forestales y su incidencia en los procesos de regeneración y dinámica del bosque es muy necesario ya que ayuda a estimar la influencia del cambio global en la evolución de los sistemas forestales, y a evitar o mitigar algunos de sus efectos más adversos (Valladares 2005). En la actualidad todavía es escasa la información disponible sobre el ambiente lumínico en los sotobosques mediterráneos y es frecuente recurrir a estudios realizados en ambientes tropicales y templados méxicos, por falta de información para ambientes mediterráneos (Valladares 2003). En ecosistemas mediterráneos tanto la luz como la disponibilidad de agua son dos recursos básicos y ambos están implicados en la diferenciación de nicho (Zavala *et al.* 2000). Las diferencias interespecíficas en la capacidad de las especies de tolerar condiciones limitantes de luz y agua tiene implicaciones en la estructura y dinámica de las comunidades vegetales mediterráneas (Gómez-Aparicio *et al.* 2005). La heterogeneidad espacio-temporal de estos dos factores ambientales, unido a las diferentes respuestas por parte de las plantas a la disponibilidad de luz y agua genera una segregación del nicho de regeneración de las especies vegetales (Marañón *et al.* 2004).

Variabilidad espacial y temporal de los ecosistemas

El conocimiento de la distribución espacial de la vegetación supone un acercamiento al conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas (Maestre 2003, Rodríguez *et al.* 2006). Estos estudios en ambiente mediterráneo de montaña, donde el clima y la gestión influyen significativamente en el desarrollo de la vegetación, se hacen sumamente interesantes para comprender los procesos de regeneración y desarrollo del bosque y su relación con las perturbaciones antropogénicas (Dale y MacIsaac 1989). La heterogeneidad espacial de los factores abióticos y bióticos juega un papel importante en el funcionamiento y dinámica de los ecosistemas, favoreciendo una mayor diversidad, y estabilidad de la población (Tilman 1994), así como afectando de diversas formas a los procesos de colonización y dispersión de la plantas (Rees *et al.* 1996). Sin embargo, no sólo la heterogeneidad espacial influye y condiciona la dinámica de los ecosistemas, sino que también las variaciones temporales son claves para entender los procesos dinámicos que en ellos se producen. Algunos estudios que se desarrollan en la actualidad incluyen modelos de predicción de la evolución de los ecosistemas forestales ante el cambio climático e impactos ambientales adversos, pero para ello necesitan datos precisos y de largo plazo que contemplen la variabilidad espacial y temporal de parámetros clave (Granier *et al.* 2000, Zuur *et al.* 2003).

La secuencia de valores observados a lo largo del tiempo, y por tanto ordenados cronológicamente, se denomina, en un sentido amplio, serie temporal (Chatfield 2003). Los objetivos de las series temporales son diversos, pudiendo destacar la predicción, el control y simulación de procesos y la generación de nuevas teorías físicas o biológicas. La búsqueda de regularidades y de patrones ha sido siempre una de las tareas básicas de la ciencia, ya que sirven de fundamento para la predicción del comportamiento de los fenómenos y esto se aplica muy especialmente a las series temporales (Chatfield 2003). Si podemos encontrar patrones de regularidad en diferentes secciones de una serie temporal, podremos también describirlas mediante modelos basados en distribuciones de probabilidad. Por ejemplo, la variación de la temperatura para un determinado mes a lo largo de los años en una determinada zona geográfica tendrá una tendencia creciente aunque haya fluctuaciones importantes.

El estudio de las series temporales supone una herramienta esencial para poder comprender los procesos naturales que se producen en los ecosistemas, y sirven para predecir cambios de pautas de comportamiento en un mundo cambiante como el actual (Pierce y Boyle 2003). Las series proporcionan bases de información sobre la dinámica de los ecosistemas, permitiendo entender las perturbaciones climáticas y sus efectos en los sistemas naturales (Zurr *et al.* 2003). El estudio de estos efectos permite estimar las causas de los cambios y adaptaciones que los ecosistemas sufren en la actualidad, y predecir los cambios más probables que sufrirán en un futuro próximo.

Los pinares de Valsaín y el pino silvestre

Los montes de Valsaín han supuesto desde hace más de un siglo uno de los enclaves de la Península Ibérica donde la actividad del hombre y la conservación de la naturaleza han contribuido a mantener este paraje natural en un elevado nivel de integridad ecológica, lo que en un futuro cercano facilitaría que pudiera integrarse en el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. Los pinares que conforman estos bosques son una de las grandes riquezas naturales de la provincia de Segovia. Fueron el primer espacio natural protegido legalmente en España, con la prohibición de caza y pesca en 1579. Estos montes pertenecieron en siglos pasados a la ciudad de Segovia, a la Noble Junta de Linajes y al Común de su Tierra, hasta ser comprados en el año 1761 por el rey Carlos III (González Herrero 1983). Desde esa fecha la propiedad estuvo vinculada a la Corona, pasando a formar parte del Patrimonio del Estado durante la Segunda República. En el año 1982 y como consecuencia de la Ley 23 de 16 de junio, reguladora de los bienes del Patrimonio Nacional, la titularidad de estos Montes, fue transferida al ICONA. Posteriormente, y al desaparecer éste ente, pasaron a ser propiedad del Organismo Autónomo de Parques Nacionales, quien los gestiona a través del Centro de Montes y Aserradero de Valsaín. Los montes de Valsaín suponen una superficie forestal de 10.668 ha, comprendiendo los montes Matas y Pinar de Valsaín, números 1 y 2 del Catálogo de Utilidad Pública de la provincia de Segovia. La singularidad de este espacio, así como, la riqueza y diversidad

de su avifauna, que incluye más de 100 especies de aves nidificantes, hicieron que fuera declarado en 1987 Zona de Especial Protección para las Aves "ZEPA", así como su posterior inclusión en la red NATURA 2000 de espacios protegidos de la Unión Europea. Previamente, en el año 1930, 587 ha del Pinar de Valsaín fueron declaradas como Sitio de Interés Nacional (Ministerio de Medio Ambiente 2006).

El pino silvestre es el pino que presenta un área de distribución mayor en todo el planeta, y en general una de las especies vegetales de más amplia distribución natural, ya que cubre gran parte de Europa y Asia, desde la Península Ibérica y Escocia hasta Manchuria, y desde Escandinavia hasta Sierra Nevada en Granada (Rojo 1994) (Figura I.1). En Europa central y norte es un árbol de zonas llanas, altas o bajas, pero en regiones meridionales se localiza en regiones montañosas, llegando hasta los 2.000 m. El pino silvestre se encuentra en la Península Ibérica en el extremo meridional de su distribución, cubriendo regiones pirenaicas y del Sistema Ibérico y Central (Montero *et al.* 1990). Ocupa una superficie de 920.000 ha, de las cuales casi el 50 % son repoblaciones realizadas en los últimos 50 años (Anuario de Estadística Agraria, MAPA 1990). En la Sierra de Guadarrama los pinares de silvestre ocupan una superficie de más de 60.000 ha según el Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1995). Los factores determinantes para la regeneración de esta especie son la humedad, la luz y el calor (Rojo 1994). Es una especie heliófila, indiferente al tipo de suelo, con preferencia por clima continental, resistente a las heladas, la nieve y el viento, siendo uno de los pinos más tolerantes al frío, aunque requiere niveles de precipitación altos y prefiere las zonas bien soleadas (Rojo 1994). En el sur de la región mediterránea el pino silvestre ve limitada su distribución a zonas aisladas de montaña (Marañón 2004), como es el caso de los montes de Valsaín.

Hipótesis, objetivos y estructura de la tesis

Los objetivos principales de esta tesis son en primar lugar el estudio de la variabilidad espacial y temporal del ambiente lumínico bajo el dosel de un pinar de pino silvestre. Y en segundo lugar ahondar en el entendimiento de la influencia de la variabilidad ambiental y climática a lo largo de un periodo de más de diez años en las variables ecológicas bajo el dosel del pinar.

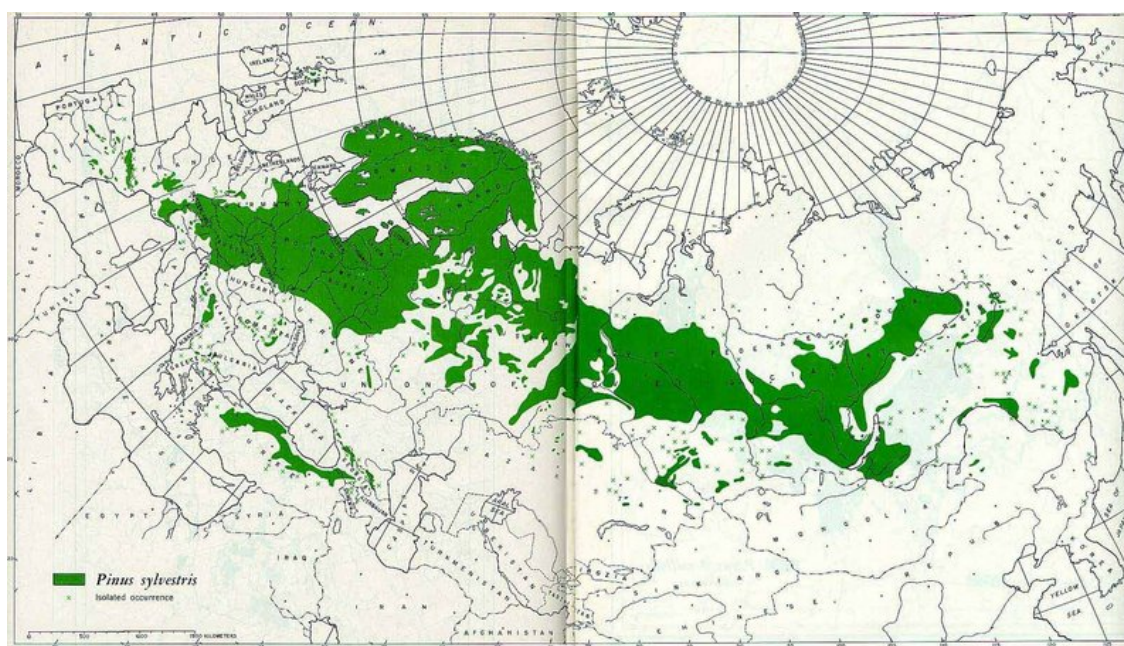


Figura I.1: Mapa de distribución del pino silvestre.

Se abordan las relaciones entre la heterogeneidad abiótica impuesta por la variabilidad espacio-temporal de la luz y otras variables ambientales del sotobosque, y la estructura y composición de la vegetación, así como las implicaciones que estos resultados tienen ante un escenario de cambio global.

Conforme a estos objetivos la memoria de tesis se ha estructurado en cuatro capítulos:

En el **capítulo 1** se describen las características estructurales del dosel del pinar, las características estructurales y lumínicas del sotobosque, así como la dinámica del desfronde. Se evalúa la variabilidad lumínica en diferentes momentos del año. Asimismo, se realiza un acercamiento metodológico al estudio del ambiente lumínico mediante la comparación de diferentes métodos de estimación directa, mediante sensores de radiación lumínica PAR, e indirecta, mediante fotografía hemisférica, de la radiación lumínica. También se realiza una comparación de diferentes métodos de estimación del índice de área foliar (LAI).

En el **capítulo 2** se describe la radiación lumínica y la vegetación leñosa del sotobosque para establecer las relaciones generales y espacialmente explícitas entre ambas. Se exploran los patrones espaciales de distribución de los individuos juveniles de pino silvestre presentes en el sotobosque, así como la estructura espacial de las principales especies leñosas del pinar. Se seleccionó la variable lumínica para interpretar los patrones ya que se considera uno de los factores más importantes y limitantes en la distribución y desarrollo de las especies vegetales en el interior de un bosque. Se evalúa

la influencia relativa de la luz en coexistencia con otros factores tanto naturales como antrópicos, no estudiados.

En el **capítulo 3** se evalúa la distribución espacial de las especies herbáceas del sotobosque y su relación con el ambiente lumínico y la humedad del suelo. Estas variables condicionan significativamente el desarrollo y presencia o ausencia de especies vegetales en el sotobosque, así como la heterogeneidad de sus patrones espaciales de distribución. También se evalúa el resultado de las interacciones interespecíficas de las principales especies herbáceas del sotobosque del pinar. Asimismo, se estudia la riqueza específica, cobertura y diversidad de la vegetación herbácea y su relación con el ambiente lumínico.

Los resultados del capítulo 2 y 3 pretenden ahondar en el conocimiento del ambiente lumínico como factor ecológico en un sistema forestal mediterráneo como es el del pinar de silvestre de Valsain.

Por último, en el **capítulo 4**, se evalúa la variabilidad climática temporal y su influencia en la dinámica del desfronde y su composición química, así como en el crecimiento anual de los anillos de crecimiento de los individuos adultos de pino silvestre, durante un periodo de más de diez años. Asimismo, se analiza cómo las variaciones temporales ambientales afectan a la estacionalidad y sincronización de los procesos. A pesar de la importancia que los estudios a largo plazo tienen en el conocimiento de los ecosistemas, son pocas las investigaciones que consideran series temporales debido a la dificultad que conllevan en la recogida de información real de campo. Las series temporales proporcionan bases de información fundamentales para poder entender la dinámica de las masas forestales a largo plazo, y permitirán entender los efectos de las perturbaciones climáticas en los ecosistemas, ya sean naturales o antrópicos. Este capítulo pretende contribuir a una mejor comprensión de los cambios temporales en los ecosistemas, ayudando a una mejor interpretación de los efectos del cambio global.

Bibliografía

- Barton, A. M.** (1993). Factors controlling plant distributions. Drought, competition and fire in montane pines in Arizona. *Ecological Monographs* 63: 367-397.
- Blanco, J. A.** (2004) La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de Pino silvestre de los Pirineos Navarros. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra, 304 pp.
- Blanco, J. A., Zavala, M. A., Imbert, J. B. & Castillo, F. J.** (2005). Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management* 213: 209-228.
- Callaway, R. M.** (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.

- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A. & White, P.S.** (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperature and tropical forests. *Canadian Journal of Forestry Research* 20: 620-631.
- Castillo, F. J., Imbert, J. B., Blanco, J. A., Traver, C. & Puertas, F.** (2003). Gestión forestal sostenible de masas de pino silvestre en el Pirineo Navarro. *Ecosistemas* 2003/3. (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion3.htm>).
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, J. A. & Gomez, J. M.** (2004). Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266-277.
- Chatfield, C.** (2003). *The Analysis of Time Series: An Introduction*. Ed. Chapman and Hall. London.
- Chazdon, R. L.** (1988) Sunflecks and their importance to forest understorey Plants. *Advances in Ecological Research*, 18, 1-27.
- Chatfield, C.** (2003). *The Analysis of Time Series: An Introduction*. Ed. Chapman and Hall. London.
- Chen, J. M. & Black, T. A.** (1992). Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell and Environment* 15: 421-429.
- Costa, M., Morla, C. & Sainz, H.** (1998). *Los bosques de la Península Ibérica*. Geoplaneta, Barcelona.
- Cournac, L., Dubois, M. A, Chave, J. & Riéra, B.** (2002). Fast determination of light availability and leaf area index in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* (2002), 18: 295-302
- Dale, M. R. T. & MacIsaac, D. A.** (1989). Two new methods for the analysis and pattern development during primary succession. *Journal of Vegetation Science* 1: 153-164.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S. & Neilson, R. P.** (2000). The interplay between climate change, forests and disturbances. *Science of the Total Environment* 262: 201-204.
- De la Cruz, A. C.** (2006). Dinámica de nutrientes en parcelas experimentales de *Populus x euramericana* (Dode) Guinier "I-214". Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 250 pp.
- Del Río, M.** (1999). Régimen de claras y modelo de producción para *Pinus sylvestris* L. en los Sistemas Central e Ibérico. Ministerio de Ciencia y Tecnología. Tesis doctoral INIA, Serie Forestal nº 2.
- Del Río, M. Montero, G. & Ortega, C.** (1997). Respuestas de los distintos regímenes de claras a daños causados por la nieve en masas artificiales de *Pinus sylvestris* en el Sistema Central. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 6: 103-117.
- Engelbrech, B. M. J. & Herz, H. M.** (2001). Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 17: 207-224.
- FAO** (2005). Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2005. Estudios FAO: Montes. www.fao.org/forestry/fra2005.

- García-Abejón, J. L. & Gómez-Loranca, J. A.** (1984). Tablas de producción de densidad variable para *Pinus sylvestris* L. en el Sistema Central. Comunicaciones INIA. Serie Recursos Naturales 29: 36 pp.
- Gómez-Loranca, J. A. & Montero, G.** (1989). Efectos de las claras sobre masas naturales de *Pinus sylvestris* L. en la vertiente sur del macizo de Urbión. Comunicaciones INIA. Serie Recursos Naturales 48: 44 pp.
- González Herrero, M.** (1983). Memorial de Castilla. Segovia, Reedición ampliada 1983.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R. & Quero, J. L.** (2005). Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28. 757-768.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J. & Baraza, E.** (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Gower, S. T., Kucharik, C. J. & Norman, J. M.** (1999). Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sens. Environ* 70: 29-51.
- Gracia, C., Sabaté, S., López, B. & Sánchez, A.** (2001). Presente y futuro del bosque mediterráneo: balance de carbono, gestión forestal y cambio global. Páginas 351-372 in Zamora, R. & Pugnaire, F. I. (editores). Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada.
- Granier, A., Biron, P. & Lemoine, D.** (2000). Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 100: 291-308.
- Groen, T., Jan Nabuurs, G. & Jan Schelhaas, M.** (2006). Carbon accounting and cost estimation in forestry projects using CO₂Fix V.3. *Climatic Change* 74: 269-288.
- Imbert, J. B., Blanco, J. A. & Castillo, F. J.** (2004). Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global en Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* Páginas: 479-506. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Jurik, T. W., Briggs, G. M. & Gates, D. M.** (1985). A comparison of four methods determining leaf area index in successional hardwood forest. *Canadian Journal of Forestry Research* 15: 1154-1158.
- Landsberg, J. J. & Gower, S. T.** (1997). Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press, San Diego.
- López Arias, M.** (1991). Ciclo biológico de los elementos biogénicos en una plantación de *Eucalyptus globulus* del S. O. de España. INIA. *Revista de Investigación Agraria. Serie Sistemas y Recursos Forestales* 1: 75-91.
- Maestre, F. T.** (2002). La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, Alicante: 365.
- Maestre, E.** (2003). Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 35-46.
- MAPA.** (1990). Anuario de Estadística Agraria. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- MAPA.** (1995). Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1995). Castilla y León. Segovia. Madrid, ICONA. 238 páginas.

- Marañón, T., Camarero, J. J., Castro, J., Díaz, M., espelta, J. M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F., Verdú, M. & Zamora, R.** (2004). Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Martínez-Alonso, C., Planelles, R., González, I., Cruz, A. C. de la, González, M. R., Minaya, M. T., Serrano, M., Pulido, S. & López Arias, M.** (2003). Relationship between litterfall production and climate parameters in a southern *Pinus sylvestris* forest. Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western pyrenees, IUFRO, Navarra.
- Martínez-Alonso, C. & Valladares, F.** (2005). Caracterización de la heterogeneidad espacial y temporal del ambiente lumínico y de la vegetación del sotobosque en un pinar de *Pinus sylvestris* L.. IV Congreso Forestal Español, Zaragoza.
- Ministerio de Medio Ambiente.** (2006). Montes y aserradero de Valsáin. http://www.mma.es/portal/secciones/el_ministerio/organismos/oapn/montvals.htm
- Montero, G., Cañellas, I. , Ortega, C. & Del Río, M.** (2000b). Results from thinning experiment in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) natural regeneration stand in the Sistema Ibérico mountain range (Spain). Forest Ecology and Management 5: 1-11.
- Morling, T. & Valinger, E.** (1999). Effects of fertilization and thinning on heartwood area, sapwood area and growth in Scot pine. Scandinavian Journal of Forest Research 14: 462-469.
- Niinemets, U. & Valladares, F.** (2006) Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, Northern hemisphere trees and shrubs. Ecological Monographs (in press).
- Norman, J. M. & Campbell, G. S.** (1991). Canopy structure. En: Plant Physiological Ecology: Field Methods and instruments. R. W. E. Pearcy, J. R.; Mooney, H. A. & Rundel, P. W. London: 301-325.
- Norman, J. M., Miller, E. E. & Tanner, C. B.** (1971). Light intensity and sunfleck size distributions in plant canopies. Agronomical Journal. 63: 743-748.
- Pearcy, R. W.** (1989). Radiation and light measurements. En: Plant Physiological Ecology: Field Methods and instruments. R. W. E. Pearcy, J. R.; Mooney, H. A. & Rundel, P. W. London: 353-359.
- Pearcy, R. W.** (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 41: 421-453.
- Peñuelas, J., Sabaté, S., Fililla, I. & Gracia, C.** (2004). Efecto del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Pereira, A. R. & Shaw, R. H.** (1980). A numerical experiment on the mean wind structure inside canopies of vegetation. Agricultural Meteorology 22: 303-318.
- Pierce, G. J. & Boyle, P. R.** (2003). Empirical modelling of interannual trends in abundance of squid (*Loligo forbesi*) in Scottish waters. Fish Res. 59: 305-326.
- Pigott, C. D. & Pigott, S.** (2003). Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the Mediterranean zone. Journal of Ecology 81: 557-566.

- Pronk, A. A., Goudriaan, J., Stilma, E. & Challa, H.** (2003). A simple method to estimate radiation interception by nursery stock conifers: a case study of eastern white cedar. *Wageningen Journal of Life Sciences* 51 (3): 279-295.
- Pukkala, T., Miina, J. & Kellomäki, S.** (1998). Response to different thinning intensities in young *Pinus sylvestris* L. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 141-150.
- Rees, M., Grubb, P. J. & Nelly, D.** (1996). Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of four species guild of winter annuals. *American Naturalist* 147: 1- 32.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, M., Oleksyn, J. Westoby, M. & Walters, M. B.** (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: 143-164.
- Riaño, D., Valladares, F., Condés, S. & Chuvieco, E.** (2004). Estimation of leaf area index and covered ground from airborne laser scanner (Lidar) in two contrasting forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 124: 269-275.
- Rodríguez, J. A., López Arias, M., Grau, J. M. & Martínez-Alonso, C.** (2006). Spatial copper distribution in topsoils of the north-eastern region of the Iberian Peninsula. Geostatistical analysis to characterize the variability. *Geoderma* (en prensa)
- Rojo, A.** (1994) Crecimiento y producción de *Pinus sylvestris* L. en la Sierra de Guadarrama, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Sabaté, S., Gracia, C. A. & Sánchez, A.** (2002). Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean Region. *Forest Ecology and Management* 162: 23-37.
- Sánchez-Gómez, D.** (2006). Respuestas de las plantas leñosas mediterráneas a la disponibilidad de luz y agua en condiciones experimentales. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 178 pp.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., & Zavala, M. A.** (2006) Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, 170: 795-806.
- Smith, T. & Huston, M.** (1989). A theory of spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.
- Tilman, D.** (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- UNFCCC** (2002). A guide to the Climate Change Convention and its Kyoto Protocol. Climate Change Secretariat, Bonn. <http://unfccc.int/resource.html>.
- Valinger, E., Elfving, B. & Morling, T.** (2000). Twelve-year growth response of Scots pine to thinning and nitrogen fertilization. *Forest Ecology and Management* 134:45-53.
- Valladares, F.** (1999). Architecture, ecology and evolution of plant crowns. En: Pugnaire, F. I., Valladares, F. (eds). *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New Cork: 121-194.
- Valladares, F.** (2003). Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. En: Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W. & Hellwig, F. (eds). *Progress in Botany*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

- Valladares, F.** (2005). Cambio global y el ambiente lumínico en ecosistemas forestales mediterráneos: consideraciones ecológicas e implicaciones para la gestión. Actas de la I reunión sobre ecología, ecofisiología y suelos forestales. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales. Nº: 20.
- Valladares, F.** (2003). Light heterogeneity and plant: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: Esser K., Lüttge, U. Beyschlag, W., Hellwig, F. (Eds.). *Progress in Botany*. Heidelberg: Springer-Verlag, 439-471 pp.
- Valladares, F., Aranda, I. & Sánchez-Gómez, D.** (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D. & Pearcy, R. W.** (2005). Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* 56: 483-494.
- Valladares, F. & Guzmán, B.** (2006). Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in abandoned Holm oak woodlands. *Annals of Forest Science* (en prensa).
- Zamora, R. & Pugnaire, F.** (2000). Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. CSIC-AEET. Castillo y Edisart, S.L. 463 pp.
- Zamora, R., García-Fayos, P. & Gómez-Aparicio, L.** (2004). Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas. 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Zavala, M. A.** (2004). Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque mediterráneo: entre necesidad y la contingencia, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas. 249-277. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Zavala, M. A., Espelta, J. M. & Retana, J.** (2000). Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of oak-Aleppo pine forests. *Botanical Review* 66: 119-149.
- Zuur, A. Z., Tuck, I. D. & Bailey, N.** (2003). Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. *Canadian Journal Fish. Aquat. Science*. 60: 524-552.

Descripción de la zona de estudio

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

I. Localización y características generales

La zona de estudio se localiza en la cuenca hidrográfica del arroyo de Los Acebos, en los Montes de Valsaín, Segovia. La cuenca se encuentra en la vertiente norte de la Sierra de Guadarrama, en el término municipal de San Ildefonso-La Granja (latitud $40^{\circ}46'50''\text{N}/40^{\circ}53'50''\text{N}$ y longitud $3^{\circ}57'40''\text{O}/4^{\circ}5'35''\text{O}$). Por su singularidad, riqueza y diversidad de avifauna la cuenca está dentro de una Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA), y está incluida en la Red Natura 2000 de espacios protegidos por la Unión Europea. Además la cuenca se encuentra dentro del Pinar de Valsaín que fue declarado en 1930 Sitio de Interés Nacional (Ministerio de Medio Ambiente 2006).

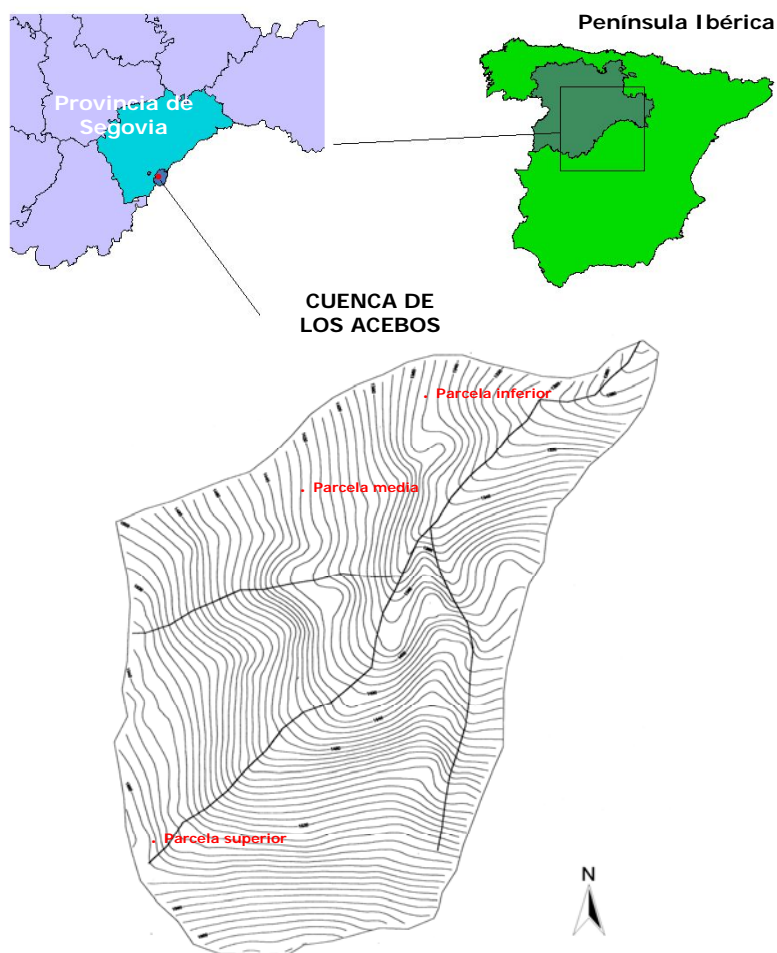


Figura D.1: Localización de las parcelas experimentales (superior, media e inferior) dentro de la Cuenca de Los Acebos en la provincia de Segovia.

La cuenca de Los Acebos tiene una superficie aproximada de 64 ha, un perímetro de 3.400 m, y su orientación general es noreste (Figura D.1). Sus aguas vierten al río Eresma por su margen izquierda y el principal curso de agua que atraviesa es el río Acebeda, el cual presenta tres pequeños afluentes por los que circula agua de modo permanente. La cota máxima corresponde a Navalpinganillo con 1.618 m.s.n.m. y la mínima a 1.240 m.s.n.m. (García del Barrio 1997).

II. Geología y edafología

El sustrato en el que se asienta la cuenca está constituido por gneis fracturados con inclusiones puntuales de cuarcitas en forma de afloramientos. Sobre estas rocas se han formados suelos de gran profundidad, llegando en algunas ocasiones hasta los 120 cm. Los suelos más desarrollados corresponden a suelos pardos y en las zonas de más pendiente aparecen suelos tipo "ranker" en los que falta el horizonte B (García del Barrio 1997). El pH del suelo es ácido, con valores entre 5 y 6 en agua, y 4 y 5 en CaCl₂. Presentan baja pedregosidad (en torno al 35 % en peso en los primeros 60 cm), alta porosidad y alto contenido en materia orgánica. Su textura en los distintos horizontes es franca o franco-arenosa (Tabla D.1).

Tabla D.1: Características fisicoquímicas de tres perfiles del suelo realizados en las proximidades de las parcelas experimentales (PS: parcela superior, PM: parcela del medio y PI: parcela inferior (López Arias 1992, inédito).

Profundidad (cm)	Tierra fina			Análisis químico														
	Arcillas	Limos (%)	Arenas	pH (H ₂ O)	PH (CaCl ₂)	C (mg/g)	N	C/N	Na	K	Ca	Mg	Al	Fe	Mn	H	CEC	Sat. Bases (%)
0				5,29	4,62	198,7	8,4	24	1,6	0,09	8,23	1,39	0,1	0	0,6	0,8	12,8	88
PS 0-20	14,8	35	50,2	5,48	4,65	60,1	3,9	15	0,8	0,07	2,64	0,48	0,37	0	0,1	1	5,5	73
20-40	14,7	33,4	52	5,31	4,44	52,1	3,3	16	0,4	0,08	1,07	0,21	0,72	0	0,1	1,5	4	43
40-80	12,5	28,8	58,7	5,39	4,38	8	1	8	0,5	0,08	0,71	0,23	0,83	0	0	1,5	3,9	40
0				5,48	4,72	116,6	5,7	20	1,02	0,04	6,46	1,12	0,14	0	0,23	0,6	9,6	90
PM 0-30	15,1	28,4	56,5	5,89	4,9	44,3	3	15	0,82	0,05	3,34	0,54	0,18	0	0,06	0,5	5,5	87
30-60	7,2	29,5	63,3	5,83	4,91	34,5	2,6	13	0,3	0,06	2,89	0,29	0,16	0	0,03	0,2	3,9	89
60-90	7,1	23,7	69,2	5,98	4,83	1,6	0,4	4	0,28	0,05	2,64	0,62	0,21	0	0	0,4	4,2	85
90-130	5,3	20,5	74,2	5,81	4,71	1,7	0,5	3	0,34	0,04	1,93	0,49	0,19	0,13	0,04	0,6	3,8	74
0					4,88	84,2	3,6	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PI 0-20	-	-	-	5,68	4,83	41,7	2,1	20	0,77	0,02	0,41	2,33	0,25	0	0,08	0,9	4,8	74
20-40	-	-	-	5,84	4,83	16,2	0,8	20	0,51	0,02	0,3	1,18	0,39	0	0,03	1,3	3,7	54
40-60	-	-	-	5,59	4,28	5,3	0,1	53	0,32	0,02	0,49	0,9	1,23	0	0	2,3	5,3	33
60-80	-	-	-	5,41	4,16	5,5	0,1	55	0,41	0,04	0,59	1,05	1,89	0,01	0	3,7	7,7	27
> 80	-	-	-	5,44	4,23	4,2	0,1	42	0,5	0,04	0,41	0,87	1,41	0	0	3,0	6,2	29

III. Condiciones climáticas

La cuenca se encuadra dentro del clima mediterráneo Nemoromediterráneo genuino con influencia montana, con veranos soleados y calurosos. La precipitación anual oscila entre los 750 mm y los 1.250 mm, y la temperatura media entre 23 ° C y - 3 ° C, en los meses más cálidos y más fríos respectivamente. El periodo de heladas probables se da entre los meses de octubre y abril. En los meses de verano, entre junio y septiembre, las precipitaciones disminuyen considerablemente y las temperaturas alcanzan sus máximos

anules. Los meses más lluviosos son noviembre y febrero y los más secos julio y agosto (Figura D.2).

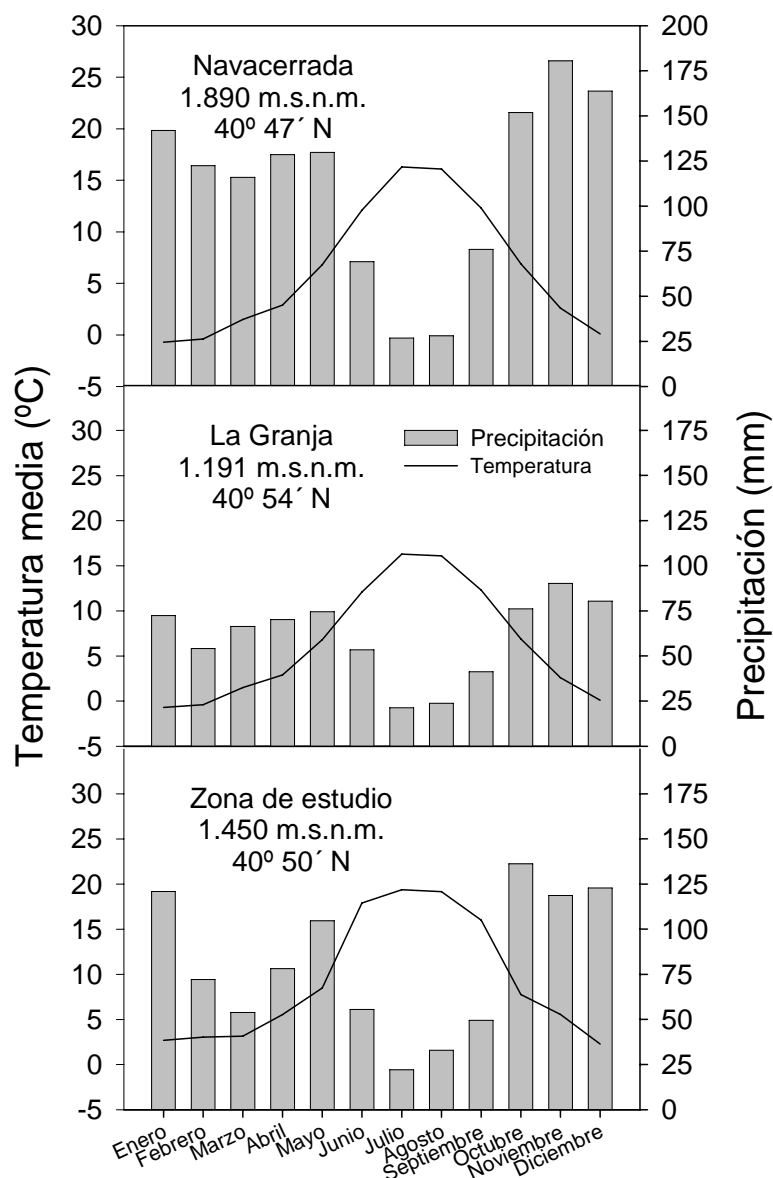


Figura D.2: Temperatura media mensual y precipitación registrada en las estaciones meteorológicas del Puerto de Navacerrada (1946-2004) y la Granja de San Ildefonso (1999-2002), y en la zona de estudio (1993-2003). La temperatura de la zona de estudio se midió con sensores de temperatura adaptados a un mini-registrador HOBO; la precipitación se registró en la zona de estudio mediante un dispositivo manual de recogida de precipitación según estándares internacionales.

Las temperaturas mínimas dentro de la cuenca de Los Acebos se alcanzan durante el mes de marzo, llegando a los -12°C . Las máximas se producen durante los meses de julio y agosto, llegando a los 37°C (Figura D.2). Fuera del pinar las temperaturas

son más extremas, llegando a los 42 ° C en el mes de agosto y - 14° C en el mes de marzo.

IV. Vegetación

El pinar de estudio se enclava dentro de la serie oromediterránea guadarrámica del enebro rastrero, *Senecioni carpetani-Cytiseto oromediterranei* S. (Rivas-Martínez 1992). La vegetación predominante está formada por ejemplares adultos de pino silvestre, de más de 100 años, acompañados de pinos más jóvenes y zonas de regeneración con individuos de 3-4 metros y edades, en general, no superiores a los 30 años. El sotobosque del pinar se compone de especies leñosas arbustivas acompañadas de pastizales típicos de zonas montañosas. Las especies leñosas más abundantes son *Genista florida* L., *Cytisus scoparius* (L.) Boiss., *Ilex aquifolium* L., *Juniperus communis* L. spp. *nana* Syme, *Rosa canina* L. y *Rosa pouzinii* Tratt., *Rubus ulmifolius* Schott. e individuos jóvenes de *Pinus sylvestris* L., *Quercus ilex* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. Los robles en esta zona están en su límite altitudinal, por lo que su presencia es escasa y generalmente sólo se observan individuos juveniles. El acebo, aunque da nombre a la cuenca, se observa escasamente, mostrando en la mayoría de los casos signos de intensa explotación. El helecho, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, es abundante en zonas bien iluminadas dentro del pinar, formando rodales característicos en toda la cuenca.

La vegetación herbácea está formada por especies como *Arenaria montana* L., *Festuca rubra* L., *Luzula forsteri* (Sm.) DC., *Galium rotundifolium* L., etc.

En toda la zona de influencia existen más 800 especies vegetales catalogadas. Es importante resaltar la diversidad y abundancia de musgos, líquenes y hongos, algunos de gran importancia para la economía local.

V. Selección de las parcelas experimentales

Para la realización de este estudio se seleccionaron tres parcelas dentro de la Cuenca hidrográfica del arroyo de los Acebos (Figura D.1). Estas parcelas se localizaron a diferentes cotas en la ladera norte de la cuenca, con orientación este. Las tres parcelas se encuentran dentro de una red de 15 de parcelas que se instalaron en toda la cuenca en el año 1991 dentro del marco del proyecto "PROECOFORREST" (Proyecto INIA-8149).

Las tres parcelas experimentales seleccionadas tienen forma rectangular, están valladas y en ellas no se han realizado actividades selvícolas desde que se instalaron en el año 1991. Las parcelas tienen una pendiente media entre 20-40 % (Tabla D.2).

Además de estas tres parcelas se seleccionaron dos parcelas en el exterior de la cuenca, como parcelas control, también establecidas en el año 1991 dentro del marco del proyecto "PROECOFORREST". Estas parcelas se denominan Mata Bueyes, con una altitud

similar a la media de la cuenca y Cerro Pelado, localizada en un cerro al sur de la cuenca, con una altitud superior a la máxima del pinar (Tabla D.2).

Tabla D.2: Características de las parcelas experimentales localizadas dentro de la Cuenca de Los Acebos y de las parcelas control ubicadas fuera de la cuenca.

	Longitud	Latitud	Altitud (m.s.n.m.)	Área (m ²)	Dimensiones (m x m)
Parcela Superior	40° 50' 52'' N	4° 02' 51'' W	1.550	390	20 x 19,5
Parcela Media	40° 51' 10'' N	4° 02' 45'' W	1.450	510	20 x 25,5
Parcela Inferior	40° 51' 17'' N	4° 02' 36'' W	1.300	300	15 x 20
Parcela exterior Mata Bueyes	40° 51' 21'' N	4° 02' 40'' W	1.350	100	10 x 10
Parcela exterior Cerro Pelado	40° 50' 49'' N	4° 02' 51'' W	1.650	25	5 x 5

VI. Bibliografía

García del Barrio, J. M. (1997). Importancia del sotobosque en el almacenamiento y flujo de materia orgánica y nutrientes en un pinar de *Pinus sylvestris* L. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.

Ministerio de Medio Ambiente. (2006). Montes y aserradero de Valsaín. http://www.mma.es/portal/secciones/el_ministerio/organismos/oapn/montvals.htm

Rivas-Martínez, S. (1992). La vegetación de la Sierra de Guadarrama. En La Sierra de Guadarrama. Naturaleza, Paisaje y Aire de Madrid. Sáenz de Miera, A. coord. Cursos de Verano de la Universidad Complutense de Madrid. San Lorenzo del E Escorial, Madrid. Agencia de medio Ambiente, Comunidad de Madrid: 167-195.



Capítulo 1

CAPÍTULO 1: CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DEL DOSEL, DINÁMICA DEL DESFRONDE Y AMBIENTE LUMÍNICO EN EL SOTOBOSQUE

Resumen:

Objetivo principal: describir las características estructurales del dosel, la dinámica del desfronde y el ambiente lumínico en el sotobosque, así como evaluar y comparar la efectividad de los métodos de estimación directa (sensores de radiación lumínica PAR) e indirecta (fotografía hemisférica) de la radiación lumínica y del índice de área foliar (LAI).

Hipótesis: la radiación lumínica del sotobosque es el resultado de la estructura del dosel y la climatología, por tanto, cambios en la estructura del bosque repercutirán en el ambiente lumínico en el sotobosque.

Resultados y conclusiones principales: se evalúa la variabilidad lumínica estacional en diferentes momentos del año y se compara la utilización de métodos directos e indirectos de estimación de radiación lumínica y LAI. Se encontró una alta correlación entre las medidas directas e indirectas de estimación de la radiación lumínica ($r^2 = 0,9$, $p < 0,05$). La radiación en el interior del pinar varió entre 4 y 11 mol/m²/día y en el exterior fue de 18 mol/m²/día. La estructura del dosel influyó significativamente en la radiación disponible en el sotobosque, siendo la parcela más luminosa en la que se observaron los valores más bajos de espesor y volumen de copas, LAI y nivel de empaquetamiento de las acículas (λ_0) (parcela inferior), y observándose los valores más altos de dichas variables en la parcela más oscura (parcela del medio). Además, en la parcela del medio se observaron más destellos de sol (32 vs 26) que en el resto de las parcelas, y estos fueron de menor duración (14 vs 17 minutos). Los valores de LAI presentaron una alta variación en función del método empleado de estimación directa o indirecta (11 vs 1,3 m²/m²). El nivel medio de empaquetamiento de las acículas (λ_0) fue 0,19. El coeficiente de extinción lumínica varió también en función del LAI utilizado para calcularlo, así cuando las estimaciones se realizaron con LAI_{desfronde} K medio fue 0,2 y cuando se realizaron con LAI_{efectivo} K medio fue 0,5. Las estimas directas utilizando el desfronde se vieron muy afectadas por el clima, ya que influyó significativamente en la caída de las hojas. En bosques de coníferas se sugiere la utilización de estimas indirectas siempre que se ajusten las ecuaciones con el nivel de empaquetamiento de las acículas. La caída del desfronde en el año 2003 fue de 5,200 kg/ha, teniendo las acículas una tasa de renovación de 2,38 años y llegando a una tasa de descomposición en el suelo de 0,261 (k, año⁻¹).

I. INTRODUCCIÓN

La descripción de la estructura del dosel es esencial para poder comprender los procesos ambientales y ecológicos que se producen dentro del bosque (Balducchi y Colineau 1994), ya que dicha estructura influye en las interacciones entre la vegetación y el ambiente (Norman y Campbell 1991). La cantidad de radiación interceptada por las plantas depende en gran medida de la estructura del dosel (Pronk *et al.* 2003), pero también influyen otros factores como la temperatura del aire, la humedad relativa, la evapotranspiración del suelo, la precipitación dentro del bosque (trascolación), la longevidad de las hojas, etc. (Norman y Campbell 1991). Y por supuesto el momento del día, ya que la radiación solar que llega al sotobosque es muy variable a lo largo del día (Canham *et al.* 1990, Valladares *et al.* 2004).

La estimación de la radiación interceptada se complica a medida que aumenta la heterogeneidad de la estructura del bosque. Para comprender la importancia de la luz como factor ecológico es preciso contar con buenas medidas y no sólo con estimaciones (Valladares *et al.* 2004). La caracterización de la luz en el sotobosque es algo complejo y muchas veces costoso, debido principalmente a la variabilidad espacial y temporal de los ambientes lumínicos (Balducchi y Colineau 1994, Machado y Reich 1999). Sin embargo,

el conocimiento del funcionamiento y regeneración del bosque está ligado claramente al ambiente lumínico, de aquí la importancia de conocerlo (Caham *et al.* 1994). La luz que recibe cualquier ambiente natural se puede agrupar en dos tipos: la luz directa, aquella que llega directamente del sol y es muy variable en el tiempo y el espacio, y la luz difusa, que es la que proviene de todas las partes del cielo, es más uniforme espacial y temporalmente y penetra en el dosel desde todas las direcciones uniformemente (Anderson 1964, Parent y Messier 1996). La disponibilidad de luz directa en el sotobosque depende de la posición del sol, algunas características atmosféricas como la transmisividad y la nubosidad, la estructura del dosel, el tamaño de los espacios abiertos del dosel (*gaps*), la altura de las copas, la fenología de las hojas y el movimiento de las hojas por el viento (Baldocchi y Colineau 1994). También varía en función del tiempo a lo largo del día y de los meses, debido a los cambios de posición del sol (Canham *et al.* 1994). El dosel de un bosque capta la mayor parte de la radiación solar incidente (Smith *et al.* 1992), provocando ambientes heterogéneos y de gran variabilidad en el sotobosque. Por ejemplo, un bosque tropical deja pasar al sotobosque entre el 2 y el 7% de la radiación total que incide sobre el dosel, y entre el 50 y 80 % de la radiación recibida es producto de los destellos de sol (Chazdon 1998, Chazdon y Pearcy 1991). En bosques templados de hoja caduca el porcentaje de luz solar que llega al sotobosque está entre el 9 y 25 % (Miller 1969b), pudiendo llegar al 50 % en zonas de claros en encinares mediterráneos (Valladares y Guzmán 2006).

Otro aspecto importante del ambiente lumínico en un bosque y que influye en el desarrollo de la vegetación del sotobosque son los destellos de sol. Su naturaleza, duración, tamaño, forma y densidad, dependen de la altura y localización de la vegetación, así como de la posición del sol en el cielo, de la hora solar y de la declinación del sol (Chazdon y Pearcy 1991). En bosques cerrados, la luz del sotobosque está compuesta principalmente por radiación difusa y una fracción muy escasa de radiación directa en forma de destellos de luz (Pearcy 1990). La intensidad de los destellos depende de la apertura del dosel, así, si la apertura es grande la intensidad será la misma que a cielo abierto, pero si la apertura es pequeña, entonces la intensidad será proporcional a la apertura y será inferior que a cielo abierto (Valladares 2005). En los bosques con claros el ambiente lumínico será una combinación de radiación directa proveniente del cielo descubierto y la proveniente directamente del sol (Endler 1993).

Existen varios métodos para medir la radiación lumínica. Las medidas más exactas son aquellas que miden la luz del sotobosque en continuo, durante un periodo de tiempo largo, para poder muestrear la complejidad espacial y temporal del ambiente. Para esto se utilizan sensores sensibles a distintas bandas del espectro (PAR, ultravioleta, infrarrojo). Sin embargo, estas medidas requieren mucho tiempo y una importante infraestructura, lo que limita las posibilidades de uso en muchos estudios. Al utilizar sensores que toman los datos en continuo los valores obtenidos pueden llegar a ser poco representativos, si no se utilizan por largos periodos de tiempo. Por esta razón se han desarrollado otros métodos más sencillos, que consumen menos tiempo y aportan

información a partir de estimaciones. Las técnicas indirectas de estimación pueden realizarse a partir de fotografía hemisférica, las cuales proporcionan información sobre el porcentaje de la densidad de flujo fotosintético (PPFD) respecto al exterior del bosque (Pearcy 1989). Mientras los métodos directos son en general más laboriosos y complejos, los indirectos proporcionan información menos detallada, aunque bastante precisa, requiriendo menos tiempo (Lieffers *et al.* 1999).

El área foliar del dosel de los bosques influye en la interceptación de luz y agua, y en las tasas de fotosíntesis, evaporación y transpiración (Turner *et al.* 2000). Una forma de cuantificar la estructura del dosel es a partir del índice de área foliar (LAI), entendiendo como tal el área de hojas verdes consideradas por una sola cara y expresada por unidad de superficie (Watson 1947). Aunque esta definición está clara para las hojas planas, no es tan intuitiva para hojas como las acículas que no tienen una cara abaxial y adaxial diferenciadas (Chen y Black 1992, Weiss *et al.* 2004). El LAI de la vegetación es un parámetro dinámico que puede presentar gran variabilidad interanual e incluso diaria, dependiendo de las características de la vegetación y de las condiciones ambientales (Welles 1990). Es una variable que proporciona información acerca de muchos procesos, tales como la fotosíntesis y la evapotranspiración (Waring 1983, Weiss *et al.* 2004). Existen diferentes métodos en la bibliografía para calcular el LAI, que pueden tener como resultado valores muy diferentes (Chen *et al.* 1997, Jonckheere *et al.* 2004, Machado y Reich 1999,). En general, todas las metodologías se pueden agrupar en dos grupos, aquellas que utilizan medidas indirectas (Rich 1990) y las que estiman el LAI mediante medidas directas de la vegetación (Rhoads *et al.* 2004). Algunos trabajos han comparado las estimaciones directas e indirectas de LAI en diferentes bosques y muestran la existencia de un rango de variación alto en función de las estimaciones que se utilicen, encontrando que las medidas indirectas no son buenas para doseles densos con valores de LAI > 6 (Gower *et al.* 1999). Las estimaciones indirectas del LAI subestiman los valores reales, ya que generalmente no tiene en cuenta el empaquetamiento de las hojas, ni la distribución irregular de los ángulos foliares (Gower y Norman 1991).

Una característica importante en la dinámica de los ecosistemas forestales es la producción del desfronde, ya que está fuertemente relacionada con la tasa de crecimiento de los bosques (Kavvadias *et al.* 2001). El desfronde afecta a las propiedades ópticas del dosel y es a la vez causa y consecuencia del estado fisiológico del bosque. La cantidad de desfronde que se cae en un bosque depende de las características climáticas de la zona y por supuesto de la especie. Por otro lado, la cantidad de desfronde que llega al suelo puede ser un indicador de la calidad del sistema, ya que es muy sensible al clima y a las plagas y está influido por las características propias del lugar (Albrektson 1988). Además el estudio de la descomposición de dicho desfronde proporciona información sobre el ciclo interno de los ecosistemas (González y Gallardo 1982). La velocidad de descomposición, así como la liberación de nutrientes al suelo a partir del desfronde está condicionado por factores como la actividad microbiana, la temperatura y humedad del

suelo, y la composición química de la biomasa (Bray y Gorham 1964). La descomposición del desfronde es la mayor vía de entrada de nutrientes y determina la materia orgánica que se incorpora al suelo, y ejerce una gran influencia sobre la productividad de los bosques y de los suelos (Berg 1991, Berg *et al.* 1993).

Objetivos e hipótesis

Los objetivos principales de este capítulo son describir las características estructurales del dosel, la dinámica del desfronde y el ambiente lumínico en el sotobosque, así como evaluar y comparar la efectividad de los métodos de estimación directa e indirecta de la radiación lumínica y del índice de área foliar (LAI).

Los objetivos específicos de este capítulo son:

- Describir la estructura y arquitectura de los árboles.
- Estudiar la variabilidad lumínica estacional en diferentes momentos de año, durante tres periodos vegetativos.
- Estudiar el desfronde durante el año 2003 para estimar los valores de LAI.
- Calibrar métodos directos e indirectos de estimación del LAI y la radiación lumínica.
- Describir la descomposición temporal del desfronde y analizar la variación en la concentración de nitrógeno (N) durante la descomposición del mismo.

La hipótesis general que se discute en este capítulo es que la radiación lumínica del sotobosque es el resultado de la estructura del dosel y la climatología, por tanto, cambios en la estructura del bosque repercutirán en el ambiente lumínico del sotobosque.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

1. Estructura del dosel

En todas las parcelas experimentales se realizó un inventario de individuos adultos de pino silvestre y se determinó la densidad de árboles por hectárea. Se calculó la biomasa aérea de las parcelas, a partir de las ecuaciones de predicción para *Pinus sylvestris* realizadas por García del Barrio (1997) en el mismo pinar de la Cuenca de Los Acebos (Tabla 1.1). Para este cálculo se seleccionaron todos los árboles adultos presentes en las parcelas experimentales durante el año 2003. En total se inventariaron 16, 15 y 14 árboles para las parcelas superior, del medio e inferior respectivamente. En todas las parcelas se calculó la biomasa total, de fuste, de ramas, de acículas y de brotes foliares.

Para realizar estas estimaciones se midieron las siguientes variables en todos los individuos inventariados:

H: Altura máxima del árbol (m)

DHB: Diámetro normal del tronco a 1,30 m de altura (cm)

Hrv: Altura a la primera rama verde (m)

Dpc: Diámetros proyectados de copa (m)

Tabla 1.1 Ecuaciones de biomasa aérea (T/ha) (García del Barrio 1997). DBH: diámetro normal, H: altura del árbol.

	Ecuación	R ²
Biomasa total	$y = 18,067 + 0,1913 * DHB^2 * H$	0,995
Biomasa de fuste	$y = 0,014806 * DHB^2 * H$	0,998
Biomasa de ramas	$y = 0,003112 * DHB^2 * H$	0,927
Biomasa de acículas	$y = 0,98193 * DHB - 0,8595 * H$	0,967
Biomasa de brotes foliares	$y = 0,59327 * DHB - 0,53194 * H$	0,989

También en cada parcela, en base a los datos medidos en cada árbol, se calculó el espesor, área y volumen de la copa de los árboles (para este cálculo del volumen se asemejó la copa a un elipsoide). Para esto se midió la altura de la primera rama verde y los diámetros máximos proyectados de las copas de los pinos adultos presentes en las parcelas experimentales.

1.1. Desfronde anual

El estudio del desfronde se realizó mediante la instalación de 8 recogedores de biomasa cuadrados, de 0,5 m de lado ($0,25 \text{ m}^2$) en cada parcela experimental (Gower *et al.* 1992, Meiwes *et al.* 1998). Cada recogedor estuvo formado por una estructura metálica con cuatro patas, un cono de PVC y una bolsa de malla de polietileno de 1 mm de luz (Fotografía 1.1). Los recogedores se instalaron a 1,50 m de altura del suelo y se distribuyeron al azar por las parcelas. Las muestras de desfronde depositadas en cada colector se recogieron mensualmente. Todas las muestras se llevaron al laboratorio donde se secaron en estufa a 65° C hasta peso constante, durante 48 horas. Una vez secadas las muestras se pesaron en balanza de precisión y se separaron en distintas fracciones: acículas, ramas, piñas, cortezas y otros (brotes, semillas, restos no procedentes del pino, etc.). Una vez separadas todas las fracciones se pesaron de nuevo, esta vez por separado, también en balanza de precisión.

Los datos de desfronde observados durante el año 2003 se utilizaron para realizar las estimaciones del índice de área foliar (LAI).



Fotografía 1.1: Detalle de un recogedor de desfronde.

Para evaluar la velocidad de descomposición del desfronde se utilizaron los datos elaborados por López Arias (inédito) durante los años 1994 y 1995. Para ello se utilizaron las muestras recogidas en los recogedores de biomasa de las parcelas experimentales durante esos años. Las muestras recolectadas se secaron al aire hasta peso constante, y se clasificaron en cinco componentes: acículas, cortezas, ramas, piñas y otros. Se utilizaron bolsas de descomposición de polietileno de 2 mm de luz (Bobock 1963, Harnon *et al.* 1999), para permitir el paso de la microfauna y los procesos naturales de descomposición. Las bolsas se elaboraron con dos cuadrados de polietileno de 20 x 20 cm de lado y cosidos en sus extremos con hilo de nailon. En cada bolsa se introdujeron

25 g de muestra. Todas las bolsas se llevaron al campo y se colocaron en el suelo de las tres parcelas experimentales.

En cada parcela se instalaron aleatoriamente 30 bolsas de descomposición, 5 de desfronde total y 5 para cada fracción del desfronde, dejándolas en las parcelas durante 21 meses. Cada 4 meses se recogió una bolsa de cada tipo y se determinó la pérdida de peso (diferencia entre el peso inicial y el peso en el momento de recogida).

Para calcular la pérdida de peso de las muestras se utilizó la siguiente función exponencial propuesta por Olson (1963):

$$W_t = W_0 * e^{-Kt} \quad (\text{ecuación 1})$$

En donde:

W_t : peso del material a descomponer en el tiempo t.

W_0 : peso del material a descomponer en el tiempo 0.

K: constante de descomposición (años⁻¹)

t: tiempo transcurrido desde el inicio del proceso en años.

Una vez pesadas las bolsas se analizó la concentración de nitrógeno (N) de las muestras de desfronde total. Para ello se secaron las muestras a 65 ° C, durante 24 horas antes de su análisis. A partir de 2 g de muestra seca se determinó mediante un analizador total CHN-600 LECO (Leco Co., St. Joseph USA) el contenido de N total. El método de análisis se basa en la combustión total de la muestra a una temperatura de 950 ° C, utilizando oxígeno como gas de combustión y helio como gas transportador. A través de los gases generados en la combustión se determina la cantidad de nitrógeno por conductividad térmica.

1.2. Dinámica de las acículas del dosel

Para calcular el tiempo de permanencia de las acículas en los ramillos del árbol, también llamado periodo de retorno (*turn over*), se seleccionaron cuatro árboles representativos de la población en diferentes lugares de la cuenca. En cada uno de ellos se cortaron ramas en la parte superior, media e inferior de la copa. En cada rama se contó el número de acículas presentes en los ramillos de los últimos cuatro años. Con esta información se estimó la proporción de acículas presentes en los crecimientos de los últimos años. Este estudio se realizó durante el año 2004.

Además se consideraron los datos calculados por García del Barrio (2000) en los que se recolectaron 24 ramas de cuatro árboles, durante los meses de noviembre, entre

los años 1992 y 1995. En este caso se determinaron la proporción de acículas por edades en peso seco respecto al total de acículas presentes en los ramillos.

2. Propiedades ópticas del dosel

Para estudiar las características ópticas del dosel se emplearon dos metodologías diferentes, una a partir de medidas directas mediante sensores de radiación lumínica PAR (sensibles a las longitudes de onda fotosintéticamente activas que van desde los 400 a los 700 nm), y otra a partir de estimaciones indirectas con fotografía hemisférica.

Para las medidas directas de radiación lumínica PAR se instalaron tres sensores (Fotografía 1.2 A), en cada parcela experimental. Los sensores se programaron para recoger los datos cada 10 minutos durante 13 meses, desde agosto del año 2003 hasta agosto del año 2004. Los datos tomados por los sensores se recogieron en un data-logger (HOBO) y se volcaron en un portátil, utilizando para ello el programa BoxcarPro. En la parcela exterior de Matabueyes se colocaron también dos sensores de radiación lumínica, para realizar medidas control fuera del pinar.

Para realizar las estimaciones indirectas de radiación lumínica se diseñó una malla cuadrada de 1,5 x 1,5 m por celda, para cada parcela experimental (Figura 1.1). Como las parcelas no eran exactamente iguales en sus dimensiones se obtuvo una retícula de 143 puntos para la parcela superior, 221 para la del medio y 130 para la inferior. En el centro de cada celda se realizó una fotografía hemisférica con una cámara digital Nikon Coolpix 995 y un objetivo Nikon fisheye converter FC-E8 0.21x (Valladares y Guzmán 2006). Antes de realizar la fotografía la cámara se colocó en un trípode y se alineó de forma horizontal respecto al suelo, orientándola de manera que el visor de la cámara siempre quedase mirando al norte (Fotografía 1.2 B).

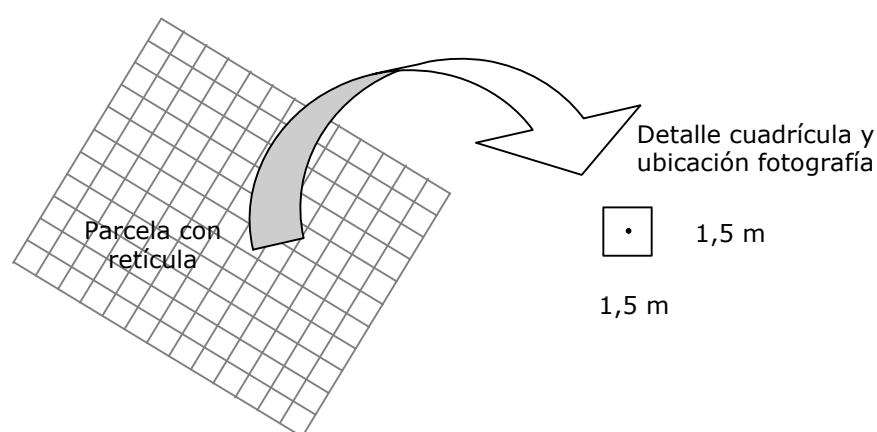
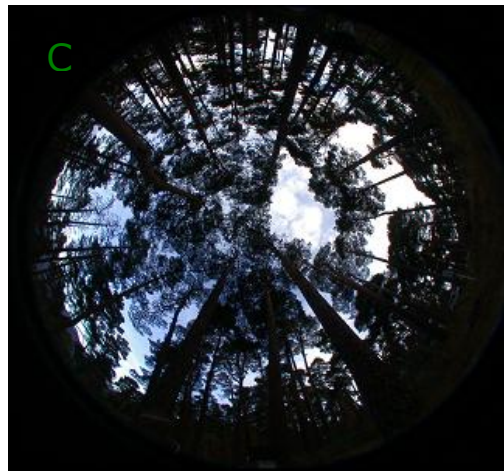


Figura 1.1: Esquema de la retícula diseñada para realizar las fotografías hemisféricas en las parcelas experimentales.

Las fotografías hemisféricas se realizaron a 1 m del suelo, para poder estudiar las variables lumínicas a nivel del sotobosque (Fotografía 1.2 C).



Fotografía 1.2: A) Sensor de radiación lumínica sobre estaca con data logger HOBO. B) Cámara digital Nikon Coolpix 995 con objetivo Nikon fisheye converter FC-E8 0.21x. C) Fotografía hemisférica realizada en el sotobosque del pinar de Valsaín.

Todas las fotografías hemisféricas se analizaron y clasificaron calculando las siguientes variables lumínicas, mediante el programa informático Hemiview 2.1. (1999, Delta-T Devices Ltd. UK.):

VisSky: fracción de cielo visible.

ISF (*indirect site factor*): proporción de radiación solar difusa en un lugar determinado sin interferencias en el cielo (Anderson 1964).

DSF (*direct site factor*): proporción de radiación solar directa en un lugar determinado sin interferencias en el cielo.

GSF (*global site factor*): proporción de la radiación total (directa y difusa) bajo el dosel de un bosque.

LAI _{efectivo}: índice de área foliar efectivo. Se considera el LAI como la mitad del total de la superficie foliar por unidad de superficie (m^2/m^2), asemejando la hoja a un elipsoide. Para su cálculo se considera la Ley de Beer, donde $G = \exp(-K * LAI)$ (Welles y Norman 1991).

GndCover: fracción de suelo cubierta por el dosel del bosque.

Destellos de sol (*sunflecks*): para cada fotografía se calculó el número de destellos por día, su duración media, máxima y mínima.

2.1. Estimación del índice de área foliar (LAI, *Leaf area index*)

El cálculo del índice de área foliar (LAI) se realizó mediante estimación directa, a partir de medidas de desfronde, y mediante estimación indirecta, a partir de fotografías hemisféricas.

- Método directo de estimación del LAI:

La estimación del LAI a partir del desfronde anual ($LAI_{\text{desfronde}}$) se realizó teniendo en cuenta el área específica foliar (SLA) y el periodo de retorno de las acículas, a partir de la siguiente ecuación (Law *et al.* 2001):

$$LAI_{\text{desfronde}} = (\text{biomasa desfronde} * SLA * (1 + f_{\text{abs}})) / h \quad (\text{ecuación 2})$$

En donde:

$LAI_{\text{desfronde}}$: índice de área foliar calculado a partir del desfronde (m^2/m^2)

Biomasa desfronde: desfronde anual (g/m^2)

SLA: área foliar específica (m^2/g)

f_{abs} : fracción de pérdida de masa por abscisión ($f_{\text{abs}} = 0,15$) (Law *et al.* 2001)

h: periodo de retorno de las acículas ($h = 1/\text{longevidad media}^{(1)} = 0,42$)

⁽¹⁾ longevidad media de las acículas= 2,38 años (García del Barrio 2000)

Para estimar el periodo de retorno, o tiempo medio de permanencia de las acículas en el árbol, se tuvieron en cuenta los resultados obtenidos por García del Barrio (2000). Los valores de LAI desfronde se calcularon a partir de los datos del año 2003.

- Método indirecto de estimación del LAI:

Para calcular el LAI a partir de las fotografías hemisféricas (LAI_{efectivo}) se realizaron fotografías en tres momentos diferentes del año: agosto de 2003, marzo de 2004 y septiembre de 2004. En cada época del año se hicieron seis fotografías por parcela. Estas fotografías siempre se realizaron en los mismos lugares, coincidiendo con la posición de los sensores de radiación lumínica.

También se analizó la heterogeneidad espacial del LAI_{efectivo} dentro de las parcelas experimentales. Para esto se realizó una fotografía hemisférica en el centro de cada celda de la malla de 1,5 x 1,5 m de lado, durante el mes de marzo de 2004. En total se realizaron 143 fotografías en la parcela superior, 221 en la parcela del medio y 130 en la parcela inferior.

2.2. Cálculo del área foliar específica (SLA, *Specific leaf area*)

El área foliar específica se estimó a partir de los cálculos obtenidos por Rey para el mismo pinar de Valsaín (1993). Rey realizó los cálculos recogiendo muestras de acículas de distintas ramas, entre 2 y 25 m de altura, en diferentes árboles, durante el inicio del periodo vegetativo de 1992. La superficie real de las acículas se estimó a partir de la relación peso seco/peso verde (Rey 1993).

2.3. Cálculo del nivel de empaquetamiento de las acículas

El nivel de empaquetamiento de las acículas indica el grado de compactación en el que se agregan las hojas que se disponen en una rama. La estimación del nivel de empaquetamiento de las acículas se realizó en función del LAI estimado a partir del desfronde (LAI_{desfronde}), recogido mensualmente en cada parcela, y del LAI máximo anual calculado a partir de las fotografías hemisféricas (LAI_{efectivo}), realizadas en tres momentos distintos del año (agosto de 2003, marzo de 2004 y septiembre de 2004). Valores cercanos a 1 indican niveles de empaquetamiento bajos y valores cercanos a 0 niveles de empaquetamientos altos. Para el cálculo del nivel de empaquetamiento se utilizó la siguiente ecuación (Pierce y Running, 1988):

$$\lambda_0 = \text{LAI}_{\text{efectivo}} / \text{LAI}_{\text{desfronde}} \quad (\text{ecuación 3})$$

En donde:

λ_0 : nivel de empaquetamiento

LAI_{desfronde}: LAI calculado a partir del desfronde anual (m^2/m^2)

LAI_{efectivo}: LAI máximo calculado a partir de las fotografías hemisféricas (m^2/m^2)

2.4. Cálculo del coeficiente de extinción lumínica

El coeficiente de extinción lumínica indica la atenuación de la luz dentro del dosel del bosque, para un LAI determinado (Law y Waring 1994). El Coeficiente de extinción lumínica (K), se calculó a partir de la ley empírica de Beer-Lambert (Jarvis y Leverenz 1983, Marshall y Waring 1986), donde:

$$K = - \ln (Q_i/Q_o) / LAI \quad (\text{ecuación 4})$$

En donde:

K : coeficiente de extinción lumínica

Q_i : radiación incidente que llega bajo el dosel

Q_o : radiación incidente en el extremo superior del dosel

Q_i/Q_o : transmitancia del dosel (fracción lumínica)

LAI: índice del área foliar (m^2/m^2)

La radiación incidente (Q_o o radiación PAR) que llega al sistema, se midió con los sensores de radiación lumínica en la parcela exterior (fuera del bosque). La radiación que llega bajo el dosel del bosque (Q_i), se midió con los sensores que se instalaron en las parcelas experimentales en el interior del pinar. Se consideró que la fracción lumínica (Q_i/Q_o) fue la fracción de radiación que llegó al sotobosque y fue equivalente a GSF (medido con las fotografías hemisféricas).

La estimación del coeficiente de extinción lumínica se realizó para GSF y la fracción de lumínica (Q_i/Q_o) y el LAI_{desfronde} (calculado en el año 2003) y el LAI_{efectivo} y el LAI_{efectivo} máximo.

3. Tratamiento de datos y análisis estadístico

El tratamiento estadístico de los datos se realizó mediante el cálculo de la media, desviación estándar, máximos y mínimos. Las variables estructurales y lumínicas se

analizaron mediante análisis de la varianza (ANOVA de una vía), considerando un nivel de significación $\alpha = 0,05$. Antes de efectuar el análisis de la varianza se comprobaron la normalidad de la distribución de las variables (test de Kolmogorv-Smirnov) y la homogeneidad de las variables (test de Levene). En aquellas variables que no cumplieron estos requisitos se realizaron las transformaciones oportunas para cumplir dicha hipótesis, aunque se presentan los valores medios sin transformar (Steel y Torrie 1989). Para comparar las diferencias encontradas entre grupos se utilizó el test de Tukey (Júdez 1993). En el caso de que las variables transformadas no cumplieran las condiciones para hacer estas comparaciones, se utilizó el test de Kruskal-Wallis de comparación de medianas.

Los datos recolectados por los sensores de radiación lumínica PAR se volcaron y procesaron con el programa informático BoxcarPro. Las fotografías hemisféricas se analizaron y clasificaron con el programa informático Hemiview 2.1. (1999, Delta-T Devices Ltd. UK.).

El tratamiento estadístico de los datos se realizó con el programa informático STATISTICA 6.0 (StatSoft, Incorporated, Tulsa, Oklahoma, USA).

III. RESULTADOS

1. Características estructurales del pinar y del dosel del bosque

El área basal promedio de los árboles de las parcelas experimentales fue 46,25 m²/ha. La densidad media de árboles fue de 340 árboles/ha. La biomasa total promedio de los árboles en las parcelas experimentales fue de 258,48 T/ha, no observándose diferencias estadísticamente significativas entre parcelas ($H = 5,28$, $p = 0,0712$). Tampoco se observaron diferencias entre parcelas para la biomasa de fuste ($H = 5,30$, $p = 0,0706$) y la biomasa de ramas ($H = 5,30$, $p = 0,0706$), siendo la media de biomasa de fuste 195,37 T/ha y de ramas 41,06 T/ha. (Tabla 1.2).

Por el contrario sí se encontraron diferencias estadísticamente significativas para la biomasa de acículas ($H = 14,6$, $p = 0,0007$) y brotes foliares ($H = 14,9$, $p = 0,0006$), siendo la parcela inferior la que más biomasa de acículas y brotes foliares presentó (Tabla 1.2).

Tabla 1.2: Densidad, área basal y biomasa por hectárea de los árboles de las parcelas experimentales. Test de Kruskal Wallis, $p < 0,05$. Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas entre parcelas ($n = 16$, 15 y 14 para la parcela superior, media e inferior respectivamente).

	Parcela superior	Parcela medio	Parcela inferior
Densidad (árbol/ha)	359	294	367
Área basal (m ² /ha)	56,43	37,37	44,96
Biomasa seca (T/ha)			
Brotos foliares	4,02 a	3,13 a	4,36 b
Acículas	6,85 a	5,34 a	7,34 b
Ramas	48,56 a	36,59 a	38,04 a
Fuste	231,04 a	174,08 a	180,99 a
Total	305,93 a	230,23 a	239,27 a

En la parcela superior la biomasa de fuste supuso el 75,5 % de la biomasa seca total, las ramas el 15,8 %, las acículas el 2,24 % y los brotes foliares el 1,3 %. En la parcela del medio la biomasa de fuste fue el 75,6 %, las ramas el 15,8 %, las acículas el 2,3 y los brotes foliares el 1,35 %. Y en la parcela inferior la biomasa de fuste representó el 75,6 %, las ramas el 15,8 %, las acículas el 3,06 % y los brotes foliares el 1,82 %.

El diámetro normal medio fue de 40,76 cm, no encontrándose diferencias estadísticamente significativas entre parcelas ($H = 1,99$, $p = 0,36$) (Tabla 1.3). La altura media de los individuos adultos de todas las parcelas fue de 24,8 m. Tampoco se

encontraron diferencias estadísticamente significativas para la altura de los árboles entre las tres parcelas ($F = 2,94$, $p = 0,0659$) (Tabla 1.3). Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas entre las parcelas para el área ($H = 9,93$, $p = 0,007$), espesor ($F = 7,52$, $p = 0,0019$) y volumen de las copas de los árboles ($H = 16,2$, $p = 0,0003$). La parcela inferior presentó las copas con menor espesor, y la parcela del medio las copas con mayor área y volumen (Tabla 1.3).

Tabla 1.3: Media y desviación estándar del diámetro normal (DBH), altura del árbol, espesor, área y volumen de copa de los árboles de las parcelas experimentales, del LAI_{desfronde} y LAI_{efectivo} (valores medios de tres momentos del año: marzo, agosto y septiembre y valores máximos), del nivel de empaquetamiento de las acículas (λ) y del periodo de retorno de las acículas (h). Anova de una vía, $p < 0,05$ (* Test de Kruskal Wallis cuando los datos no fueron normales). Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas entre parcelas (n = 16, 15 y 14 en la parcela superior, media e inferior respectivamente).

	Parcela superior	Parcela medio	Parcela inferior
DBH (cm) *	39,14 ± 11,89 a	40,04 ± 3,93 a	43,1 ± 7,55 a
Altura (m)	24,2 ± 3,7 a	24,6 ± 3,7 a	25,5 ± 1,9 a
Espesor copa (m)	9,1 ± 5,5 a	11,1 ± 2,6 a	4,5 ± 3,3 b
Área copa (m ²) *	23,27 ± 15,31 b	39,28 ± 12,81 a	23,64 ± 18,80 b
Volumen copa (m ³) *	219,93 ± 201, 12 b	441,24 ± 201, 34 a	81,83 ± 68,12 b
LAI _{desfronde} (m ² /m ²)	11,5 ± 1,4 a	10,1 ± 1,2 a	6,0 ± 0,6 a
LAI _{efectivo} (m ² /m ²)	1,34 ± 0,24 a	1,38 ± 0,32 a	1,21 ± 0,12 b
LAI _{efectivo máximo} (m ² /m ²)	1,69	1,87	1,42
λ	0,15	0,18	0,24
h	0,42	0,42	0,42

El LAI_{desfronde} promedio anual, calculado para el año 2003, fue 9,2 m²/m², para el conjunto de las parcelas. Estos valores fueron muy superiores a los obtenidos para el LAI_{efectivo}, 1,31 m²/m² calculado para el mismo periodo (valor medio del LAI medido en agosto del año 2003, marzo del año 2004 y septiembre del año 2004). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre parcelas para el LAI_{desfronde} ($F = 0,581$, $p = 0,565$), pero sí para el LAI_{efectivo} ($H = 1,67$, $p = 0,4345$) (Tabla 1.3). Se observó una alta correlación entre los valores de LAI calculados a partir de los datos del desfronde (LAI_{desfronde}) y a partir de fotografía hemisférica (LAI_{efectivo}) ($r^2 = 0,7$, $p < 0,05$).

El nivel de empaquetamiento medio de las acículas (λ) en las tres parcelas experimentales fue de 0,19. Los valores más altos de λ se obtuvieron en la parcela inferior y los más bajos en la parcela superior. El periodo de retorno de las acículas calculado fue de 0,42 para todas las parcelas experimentales (Tabla 1.3).

2. Caracterización y dinámica del desfronde

No se detectaron diferencias significativas en la producción total de desfronde entre las tres parcelas experimentales durante el año 2003 ($H = 0,979$, $p = 0,6129$). La cantidad total de desfronde anual durante ese año fue de 6.682 kg/ha en la parcela superior, 4.599 kg/ha en la parcela del medio y 4.404 kg/ha en la parcela inferior. Las tres parcelas siguieron la misma pauta de caída durante todo el año, alcanzando los valores máximos durante el mes de agosto. Durante los meses de junio y octubre también se observaron pequeños incrementos en la caída del desfronde, pero estos fueron menos significativos (Figura 1.2).

La fracción de las acículas representó el 44 %, 56 % y 35 % del total del desfronde en la parcela superior, media e inferior respectivamente. La fracción de piñas el 27 %, 9 % y 24 %, la fracción de ramas el 4 %, 11 % y 7 %, la fracción de cortezas el 9 %, 10 % y 14 %, y la fracción de otros el 16 %, 13 % y 20 %.

Las acículas fueron la fracción mayoritaria en todas las parcelas experimentales y su ritmo de caída fue diferente al del resto de las fracciones, durante el año estudiado (Figura 1.2). La caída de acículas tuvo un marcado carácter estacional, observándose a finales del periodo estival la mayor caída de todo el año. No se observaron diferencias estadísticamente significativas para las acículas del desfronde del año 2003 entre parcelas ($F = 0,571$, $p < 0,57$).

Las piñas constituyeron la segunda fracción más abundante del desfronde en las parcelas superior e inferior (Figura 1.2). Para el resto de las fracciones, ramas, cortezas y otros, se registró un ligero aumento durante la época estival, que coincidió con el periodo de máxima caída del desfronde de acículas, durante el año 2003 (Figura 1.2).

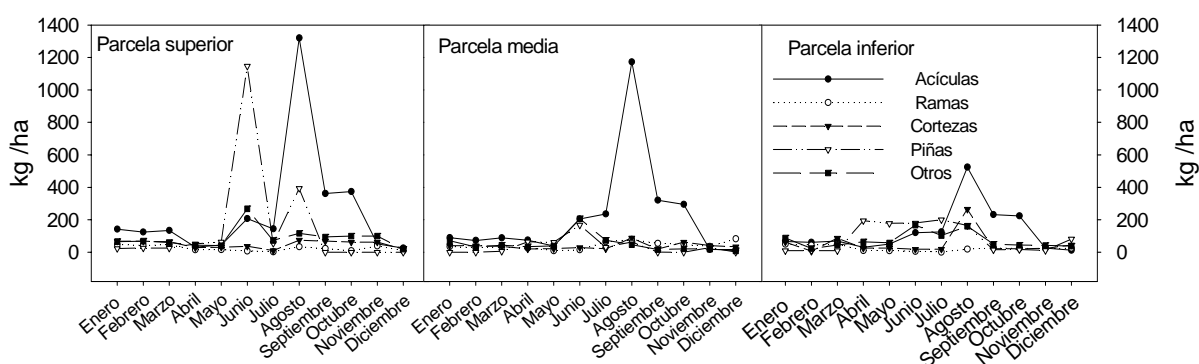


Figura 1.2: Variación mensual del desfronde por fracciones (acículas, ramas, cortezas, piñas y otros) recogido en las tres parcelas experimentales durante el año 2003.

La descomposición del desfronde en el suelo siguió el mismo patrón en las tres parcelas experimentales, no encontrándose diferencias estadísticamente significativas para el porcentaje de pérdida acumulada de peso ($F = 0,0868$, $p < 0,917$).

La pérdida acumulada de biomasa en los 21 primeros meses fue diferente para los diferentes tejidos, siendo 0,43 para las acículas, 0,40 para la fracción otros, 0,35 para el desfronde total, 0,16 para las piñas, 0,12 para las cortezas y 0,08 para las ramas. Así, las fracciones que más rápido se descompusieron durante el periodo de estudio fueron las acículas y la fracción otros. El porcentaje de pérdida acumulada de biomasa fue menor cuanto mayor fue el carácter leñoso de las muestras (Figura 1.3 A).

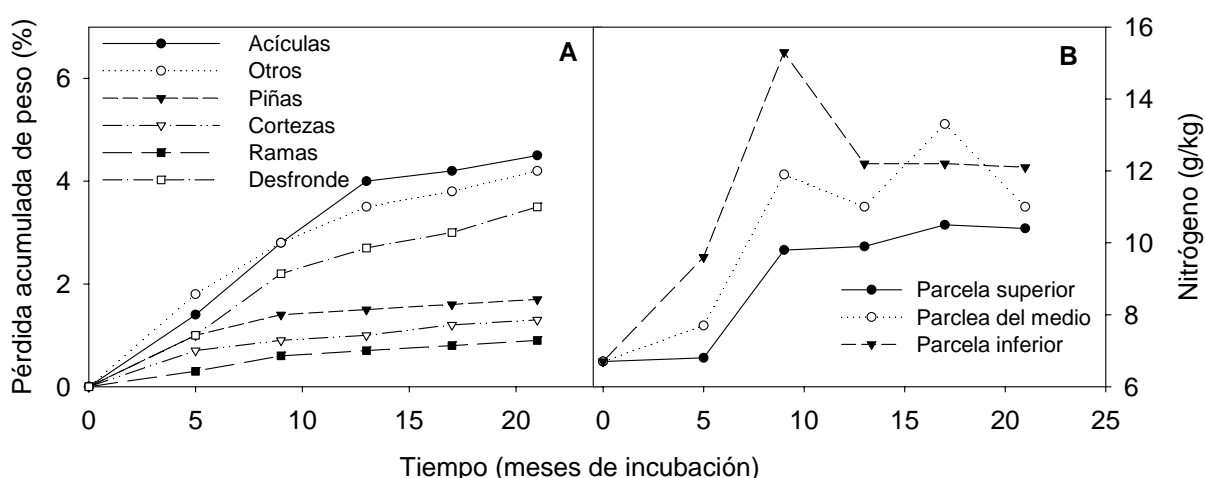


Figura 1.3: A) Pérdida acumulada de peso en muestras de desfronde total y en las fracciones de desfronde (acículas, ramas, cortezas, piñas y otros) durante 21 meses. B) Variación de la concentración de nitrógeno en muestras de desfronde total durante 21 meses de incubación en las tres parcelas experimentales. Mes 0 = abril, mes 18 = octubre.

Las tasas iniciales de descomposición (K , años⁻¹) durante el primer año, obtenidas según el modelo de Olson (1963) fueron 0,239 en la parcela superior, 0,267 en la parcela del medio y 0,278 en la parcela inferior, siendo la tasa media 0,261.

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la variación de la concentración del contenido de nitrógeno (N) del desfronde descompuesto entre parcelas ($F = 2,907$, $p < 0,234$), siendo la evolución a lo largo de los meses semejante. En los 9 primeros meses se produjo un aumento significativo en la concentración de N que se estabilizó a partir de los doce meses (Figura 1.3 B).

3. Características ópticas del dosel y de la radiación en el sotobosque

El estudio de la radiación lumínica en la cuenca de Los Acebos durante los años 2003 y 2004 reveló la existencia de diferencias estadísticamente significativas para la radiación

media diaria, entre las tres parcelas de estudio ($H = 174,8$, $p < 0,0001$). La radiación media diaria fue $6,6 \pm 3,5$ mol /m² /día, $4,4 \pm 2,7$ mol /m² /día y $11,3 \pm 8,4$ mol /m² /día en las parcelas superior, media e inferior respectivamente, siendo la parcela inferior la más luminosa y la parcela del medio la más oscura. En el exterior de la cuenca, en la parcela de Mata Bueyes, la radiación media diaria fue de $18,12$ mol/m²/día. El dosel permitió una incidencia del 36 % de la radiación solar en la parcela superior, el 24 % en la parcela del medio y el 62 % en la parcela inferior.

La radiación mensual recibida siguió el mismo patrón anual en todas las parcelas, incluyendo la parcela exterior (Figura 1.4).

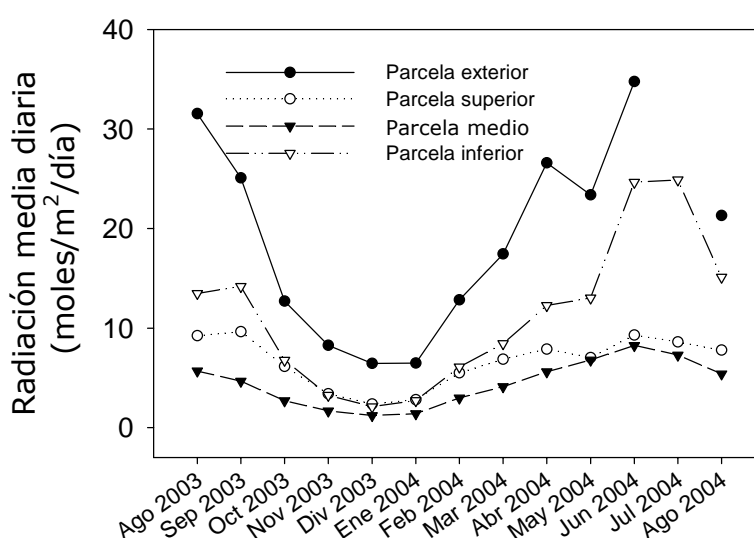


Figura 1.4: Variación mensual de las medias diarias de radiación solar en la parcela exterior y en las parcelas experimentales. Los datos se recogieron mediante sensores de luz y se registraron en data-logger HOBO.

El análisis de las fotografías hemisféricas reveló también diferencias significativas para la radiación lumínica entre las parcelas experimentales. La parcela inferior fue la que más luz recibió y la parcela del medio la más oscura ($0,43$ vs $0,36$) (Tabla 1.4). Estos resultados coincidieron con los datos de radiación obtenidos a partir de los sensores de radiación lumínica (Figura 1.4).

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre todas las parcelas para las variables ISF ($H = 186,1$, $p < 0,0001$), DSF ($H = 113,6$, $p < 0,0001$), GSF ($H = 125,8$, $p < 0,0001$), VisSky ($H = 24,4$, $p < 0,0001$) y, siendo la parcela inferior la que presentó los valores más altos y la parcela del medio los valores más bajos. Por el contrario, GndCover fue superior en la parcela del medio ($H = 311,2$, $p < 0,0001$).

No existieron diferencias estadísticamente significativas entre parcelas para el LAI efectivo calculado en marzo de 2004 ($H = 1,67$, $p = 0,43$) (Tabla 1.4).

En la parcela inferior se registró el menor número de destellos de sol ($H = 65,6$, $p < 0,0001$), pero en promedio fueron los de mayor duración ($H = 19,3$, $p < 0,0001$). La duración máxima de los destellos de sol se observó en la parcela inferior, donde se registraron valores medios de hasta 111 minutos (Tabla 1.4).

Tabla 1.4: Media y desviación estándar de las variables lumínicas de las parcelas experimentales, obtenidas mediante fotografía hemisférica en marzo del año 2004. Valores máximos y mínimos de la duración de los destellos de sol. Test de Kruskal-Wallis (valores no normales), $p < 0,05$. Las letras distintas significan diferencias estadísticamente significativas entre parcelas ($n = 143$ parcela superior, 221 parcela de medio y 130 parcela inferior).

	Parcela superior	Parcela medio	Parcela inferior
ISF (mol /m ² /año)	0,39 ± 0,05 b	0,36 ± 0,03 c	0,43 ± 0,04 a
DSF (mol /m ² /año)	0,40 ± 0,07 b	0,36 ± 0,04 c	0,43 ± 0,06 a
GSF (mol /m ² /año)	0,40 ± 0,07 b	0,36 ± 0,04 c	0,43 ± 0,06 a
VisSky (mol /m ² /año)	0,29 ± 0,04 a	0,28 ± 0,02 a	0,29 ± 0,03 b
GndCover (mol /m ² /año)	0,54 ± 0,06 b	0,59 ± 0,03 a	0,42 ± 0,06 c
LAI efectivo (m ² /m ²)	1,12 ± 0,13 a	1,14 ± 0,07 a	1,14 ± 0,15 a
Destellos de sol			
Nº destellos por día	28,47 ± 5,87 b	32,62 ± 5,38 a	26,93 ± 5,36 b
Duración media (min)	15,35 ± 4,13 a	14,31 ± 3,30 a	17,06 ± 6,13 b
Duración máxima (min)	76	90	111
Duración mínima (seg)	61	56	64

El estudio de la variabilidad lumínica en diferentes momentos del año reveló que existieron diferencias estadísticamente significativas para la luz directa (DSF) y GSF durante la época estival, en los meses de agosto ($F_{DSF} = 50,3$, $p < 0,001$; $F_{GSF} = 66,3$, $p < 0,001$) y septiembre ($F_{DSF} = 363,27$, $p < 0,001$; $F_{GSF} = 433,373$, $p < 0,001$), pero no en el mes de marzo ($F = 2,071$, $p < 0,001$) (Figura 1.5). En la época estival (agosto y septiembre) la luz directa y GSF fueron mayores en la parcela inferior y menor en la parcela del medio.

Se encontraron diferencias significativas entre parcelas para el LAI efectivo, en los meses de agosto ($F = 25,789$, $p < 0,001$) y septiembre ($F = 33,849$, $p < 0,001$), pero no para el mes de marzo ($F = 25,789$, $p < 0,001$), siendo la parcela inferior la que presentó los valores más bajos de LAI para los tres momentos del año estudiados. También se observaron diferencias estadísticamente significativas para GndCover, observándose los valores más bajos en la parcela inferior, en los tres momentos del año estudiados ($F_{agosto} = 70,096$, $p < 0,001$; $F_{marzo} = 33,4$, $p < 0,001$; $H_{septiembre} = 15,221$, $p < 0,001$) (Figura 1.5).

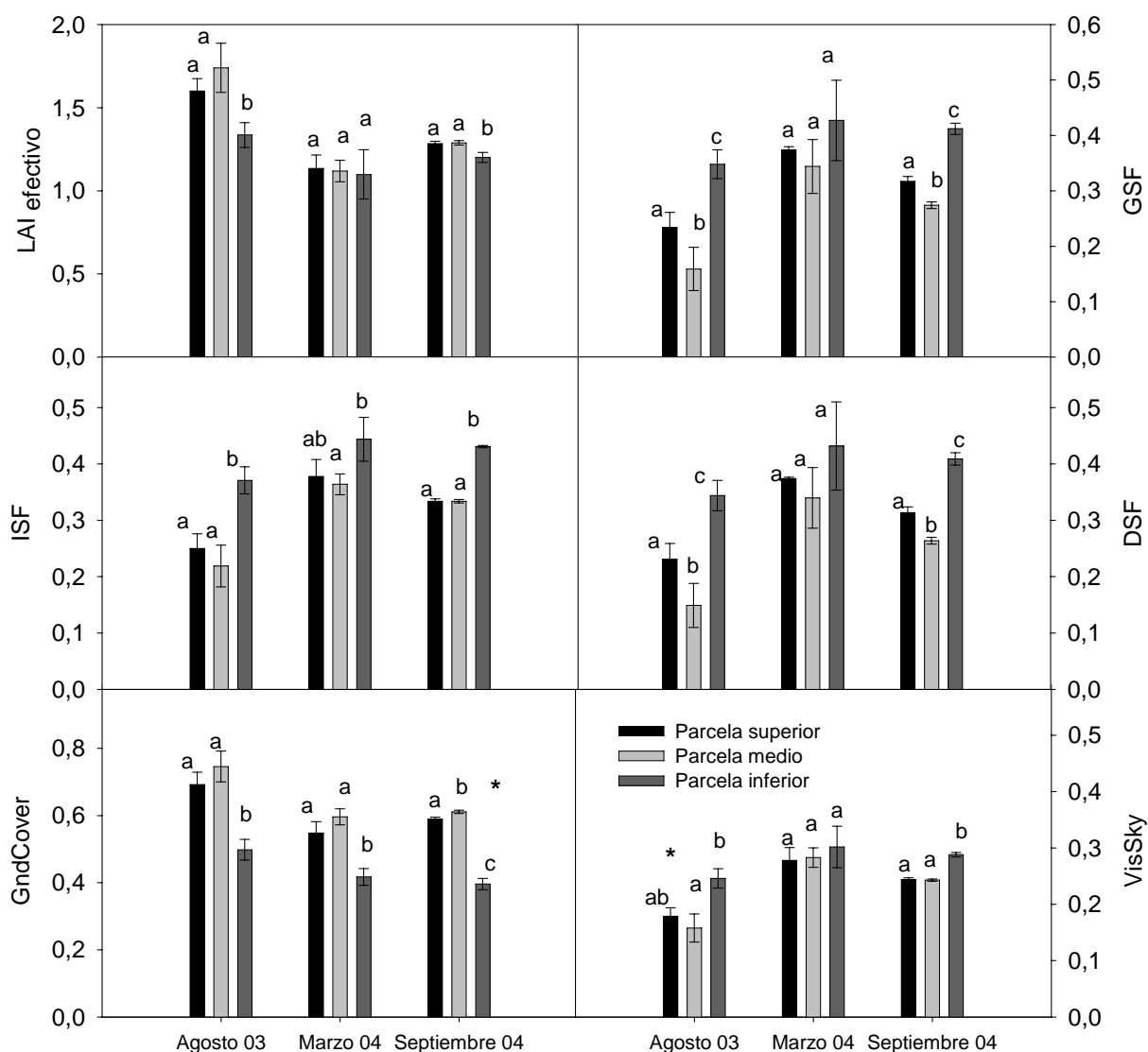


Figura 1.5: Media y desviación estándar de las variables de luz medidas con fotografía hemisférica en las tres parcelas experimentales, en tres momentos diferentes del año, entre 2003 y 2004. Anova de una vía, $p < 0,05$ ($n = 6$) (*Test de Kruskal-Wallis, cuando los valores nos fueron normales) Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas. Unidades: $\text{mol}/\text{m}^2/\text{año}$ para todas las variables, menos $\text{LAI}_{\text{efectivo}}$ que es m^2/m^2 .

No se observaron diferencias significativas entre parcelas para VisSky durante el mes de marzo ($F = 0,629$, $p < 0,565$), pero sí en los meses de agosto ($H = 13,899$, $p < 0,001$) y septiembre ($F = 424,402$, $p < 0,001$). En la época estival los valores más altos se observaron en la parcela inferior (Figura 1.5).

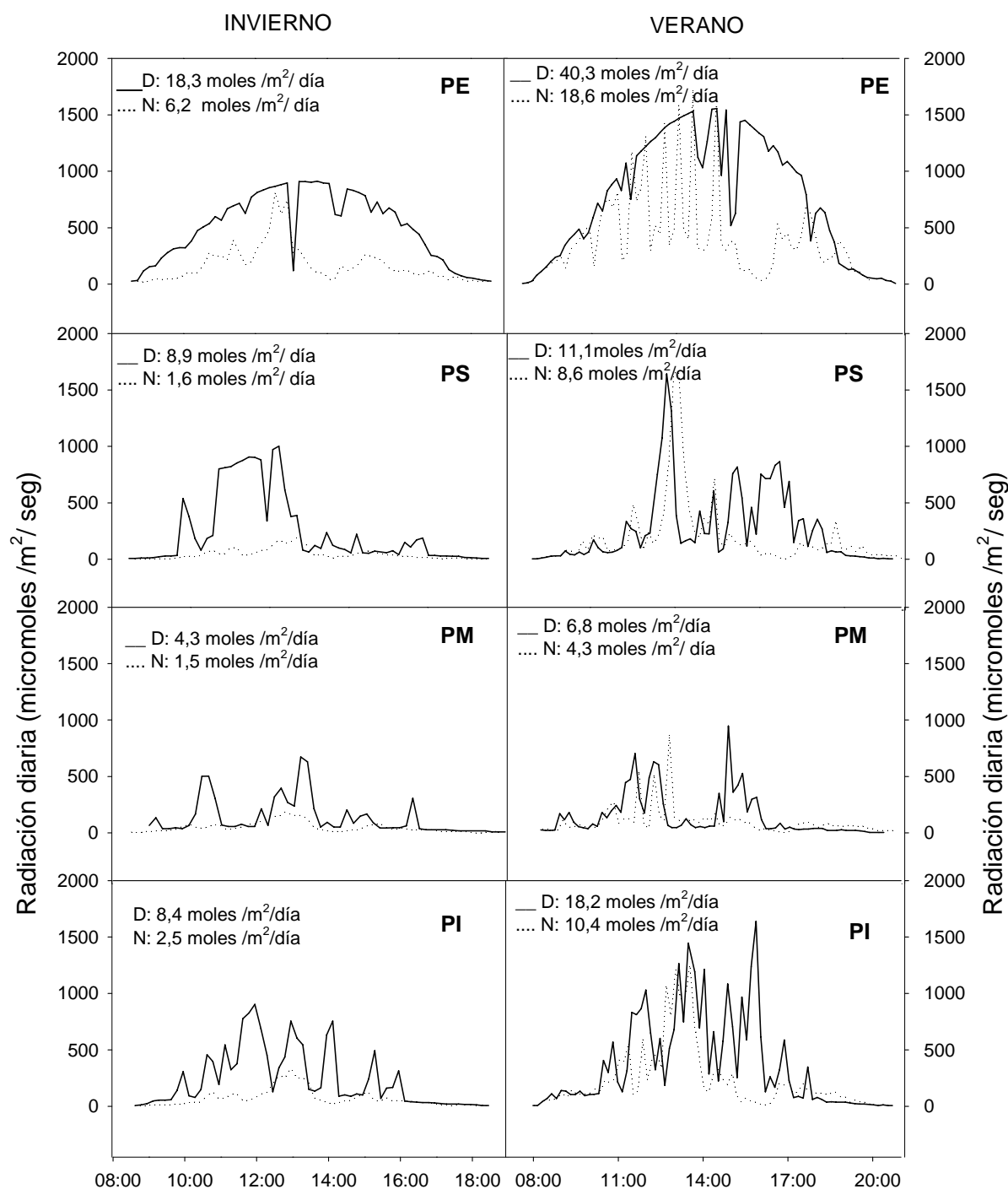


Figura 1.6: Variación temporal de la radiación PAR diaria en dos días típicos de invierno y verano, durante el año 2003 y 2004. Verano: 31 agosto 2003 (N: día nublado) y 27 agosto 2003 (D: día despejado). Invierno: 21 febrero 2004 (N: día nublado) y 17 febrero 2004 (D: día despejado), en las parcelas experimentales. PE: parcela exterior, PS: parcela superior, PM: parcela del medio y PI: parcela inferior.

En las tres parcelas experimentales existió una alta correlación positiva entre la radiación lumínica estimada a partir de las fotografías hemisféricas y la radiación lumínica medida con los sensores de radiación lumínica ($r^2 = 0,92$, $p < 0,05$ para la parcela superior, $r^2 = 0,96$, $p < 0,0000$ para la parcela del medio y $r^2 = 0,93$, $p < 0,00001$ para la parcela inferior).

La radiación lumínica durante dos días típicos de verano e invierno, un día despejado y otro nublado, fue diferente en las tres parcelas experimentales. La parcela del medio fue la que menos radiación recibió, tanto en invierno como en verano, y la parcela inferior fue la más luminosa. No se observó en todo el año ningún día totalmente despejado, con valores superiores a 50 micromoles/m²/seg (Figura 1.6).

Los valores del coeficiente de extinción lumínica (K) presentaron un rango alto de variabilidad en función de los valores del LAI (desde 0,10 hasta 1,03). Así, los valores más altos de K se obtuvieron cuando el cálculo se realizó a partir del LAI_{efectivo}. Por el contrario, K fue siempre < 1 cuando se calculó a partir del LAI_{desfronde}. En todos los casos los valores más altos de K se obtuvieron para la parcela del medio y los más bajos para la parcela inferior (Tabla 1.5).

Tabla 1.5: Valores de radiación PAR en el interior (Q_t) y exterior del pinar (Q_o), fracción lumínica (Q_t/Q_o) y coeficiente de extinción lumínica (K), según los valores de radiación registrados a partir de los sensores y de las fotografías hemisféricas (los valores de LAI_{desfronde} se calcularon con los datos del año 2003).

	Parcela exterior Mata Bueyes	Parcela superior	Parcela medio	Parcela inferior
Q_t (moles/m ² /día)	-	6,62	4,4	11,3
Q_o (moles/m ² /día)	18,13	-	-	-
Q_t / Q_o	-	0,37	0,24	0,62
Coefficiente extinción lumínica (K)				
K (GSF vs LAI _{desfronde})	-	0,10	0,24	0,23
K (Q_t/Q_o vs LAI _{desfronde})	-	0,09	0,14	0,08
K (GSF vs LAI _{efectivo})	-	0,87	0,97	0,76
K (Q_t/Q_o vs LAI _{efectivo})	-	0,75	1,03	0,39
K (GSF vs LAI _{efectivo máximo 03})	-	0,69	0,72	0,65
K (Q_t/Q_o vs LAI _{efectivo máximo 03})	-	0,59	0,79	0,34

IV. DISCUSIÓN

La estructura del dosel del pinar estudiado influyó significativamente en la radiación lumínica disponible en el sotobosque, observándose esta relación en todas las parcelas experimentales. En la parcela más luminosa (parcela inferior) se encontraron los valores más bajos de volumen y espesor de copas, así como de LAI y nivel de empaquetamiento de las acículas. Por el contrario, los valores más altos se observaron en la parcela donde la radiación lumínica incidente en el sotobosque fue menor (parcela del medio). Estos resultados confirman la hipótesis establecida en la que la estructura del dosel influye significativamente en la dinámica espacial y temporal del ambiente lumínico del sotobosque (Kato y Komiyana, 2002, Mori y Takeda, 2003). Como consecuencia de la estructura del dosel, la radiación que llegó al sotobosque fue muy diferente en las tres parcelas experimentales (Mori y Takeda 2003), recibiendo la parcela inferior casi tres veces más radiación que la parcela del medio.

La radiación lumínica del sotobosque osciló entre 4 y 11 mol/m²/día, entre la parcela más oscura y la más luminosa. Estas diferencias representaron entre el 24 % y el 62 % de la radiación recibida a cielo descubierto. Las diferencias encontradas dentro del pinar fueron consecuencia directa de la estructura del dosel (Norman y Campbell 1991). Estos valores fueron semejantes a los descritos por otros autores para bosques mediterráneos, donde la luz incidente puede superar el 50 % (Valladares y Guzmán 2006). La altura de los árboles (25 m), junto con valores de densidad no muy altos (340 árboles/ha) influyeron en la apertura del dosel, generando un sotobosque bien iluminado.

Sin embargo, el dosel presentó irregularidades, principalmente provocadas por la formación de aperturas como consecuencia de la muerte de algunos individuos adultos y viejos, que permitieron la incidencia de luz directa (Fajardo y de Graaf 2004, Smolander, y Stenberg 2001). Estos claros contribuyeron a la formación de ambientes lumínicos más heterogéneos en el sotobosque (Chazdon 1998). Esto se observó en la parcela inferior, donde algunos individuos viejos con copas pequeñas dejaron pasar más radiación (García del Barrio 2000). Así, dentro de un mismo bosque, pequeñas variaciones en la estructura del dosel provocan ambientes lumínicos heterogéneos (Beckage y Clark 2003, Nicotra *et al.* 1999).

Estas aperturas grandes y pequeñas que se formaron en el dosel permitieron además la entrada de radiación solar directa, en forma de destellos de sol (Chazdon 1998). La intensidad de los mismos varió mucho en función del tamaño de la apertura de los claros (Valladares 2005). Los destellos de sol representan una fuente muy importante de luz para la supervivencia y desarrollo de la vegetación en bosques poco iluminados, como por ejemplo bosques tropicales y húmedos (Chazdon y Pearcy 1991), sin embargo en ambientes más luminosos apenas han sido estudiados y se conoce menos su influencia (Valladares *et al.* 2004). Los destellos de sol son muy importantes en aquellas zonas en las que la fracción de luz solar recibida es pequeña, ya que contribuyen de

manera importante a la luz diaria y estacional que recibe el sotobosque (Chazdon 1998). Además, los destellos de corta duración son de gran importancia para la supervivencia de la vegetación del sotobosque en bosques humbrófilos, donde la radiación que llega bajo el dosel del bosque es escasa (Chazdon 1998). Sin embargo, también tienen su importancia en bosques con ambientes lumínicos heterogéneos. Por ejemplo, en la parcela del medio los destellos de sol fueron los de menor duración, pero los más abundantes, proporcionando un porcentaje alto de la radiación incidente a la vegetación del sotobosque. Por el contrario, en la parcela más luminosa se produjo el menor número de destellos de sol, siendo estos los de mayor duración. En promedio los destellos de sol en el pinar tuvieron una duración media entre 14 y 17 minutos, muy superior a la observada en otro tipo de bosques más oscuros, como los de ambientes tropicales, donde no superan los 10 segundos (Chazdon y Pearcy 1991). Existen algunos estudios que afirman que los destellos largos e intensos son poco utilizables fotosintéticamente por las plantas, e incluso capaces de generar fotoinhibición (Valladares y Pearcy 2002), de ahí la importancia de los destellos de duración corta, poco frecuentes en el pinar estudiado.

La utilización de métodos directos de medición de la radiación lumínica, a partir de sensores, presentó una alta correlación con las estimas indirectas realizadas a partir de las fotografías hemisféricas (Pronk *et al.* 2003). En ambientes muy cerrados, con el follaje muy agregado y sotobosques humbrófilos, los métodos de estimación directa del ambiente lumínico pueden llegar a ser muy costosos y laboriosos (Machado y Reich 1999), y en ambientes más luminosos, con un sotobosque más abierto, como es el caso de este trabajo, los métodos directos pueden ser muy útiles. No obstante hay que tener en cuenta que las mediciones directas a partir de sensores de radiación PAR suponen un mayor esfuerzo (KüBner y Mosandi 2000), y que las estimaciones a partir de fotografía hemisférica aportaron buenos datos y se realizaron más rápido que los métodos directos.

Estas mismas relaciones se observaron para las estimaciones del LAI, encontrándose correlación positiva entre la estimación directa a partir del desfronde y las estimaciones indirectas, a partir de fotografía hemisférica. En el primer caso el esfuerzo metodológico fue mucho mayor (KüBner y Mosandi 2000, Thomas y Winner 2000), siendo los valores estimados superiores a los estimados mediante fotografía hemisférica (Jonckheere *et al.* 2004). Las diferencias observadas se debieron a que las fotografías hemisféricas subestimaron los valores de LAI, ya que no consideraron el nivel de empaquetamiento de las acículas (Jonckheere *et al.* 2004), ni la distribución irregular de los ángulos foliares (Law *et al.* 2001). Por este motivo las estimaciones indirectas del LAI a partir de las fotografías hemisféricas presentaron ciertas limitaciones, aunque las estimas se correlacionaron con las medias directas. La selección del método a utilizar dependerá de factores como el tiempo de medición disponible, la escala de la investigación, la precisión y exactitud necesarias, el presupuesto, etc. (Jonckheere *et al.* 2004, Pierce y Running 1988).

El LAI calculado a partir del desfronde se encuentra dentro del rango publicado por otros autores para esta especie, entre 6 y 11 m^2/m^2 (Beadle *et al.* 1982). Los valores obtenidos en este estudio se encuentran por debajo de los valores máximos de 25, citados por algunos autores en Suecia (Albrektson 1988, Jarvis y Leverenz 1983), pero por encima de la mayoría de los trabajos que encuentran valores entre 2 y 3 m^2/m^2 , para pinares adultos (Gendron *et al.* 1998, Soudani *et al.* 2002).

Existe otro factor que afecta a las estimaciones directas del LAI a partir del desfronde y es el efecto del clima, ya que puede afectar al periodo de retorno de las acículas (Jurik *et al.* 1985). Por este motivo las estimaciones deben realizarse siempre en un mismo periodo como medida control de la variación (Law *et al.* 2001, Maass *et al.* 1995). Por ejemplo, un año más seco de lo normal puede hacer que aumente la tasa de caída del desfronde influyendo en las estimaciones del LAI (Law *et al.* 2001, Sampson *et al.* 2003). Generalmente los valores más bajos del LAI, con estimaciones directas, se obtienen durante el periodo estival, debido a una mayor caída de acículas en este periodo (Martínez-Alonso *et al.* 2003). El año 2003, que fue el año en el que realizaron estos cálculos, no fue un año seco pero el efecto del clima se traduce en los años siguientes, por lo que no sólo afectará el clima del año presente sino el de los años pasados (Kuoki y Hokkanen 1998, Tomas y Winner 2000).

Un buen ajuste, cuando no se puedan solventar estos problemas de variabilidad en el desfronde, es utilizar métodos indirectos pero corrigiendo los valores con el nivel de empaquetamiento de las acículas u hojas (Law *et al.* 2001). Las cantidades de desfronde observadas en todos los casos y utilizadas para estas estimaciones directas se encontraron dentro del rango observado por otros autores para *Pinus sylvestris* en la Península Ibérica (Blanco 2004, Gallardo *et al.* 1995, Pausas *et al.* 1994). La única diferencia observada con otros pinares fue el patrón de caída de las acículas, ya que en este caso estuvo adelantada respecto a otros pinares más septentrionales (Berg *et al.* 1999, Carceller 1995, Puidefábregas y Alvera 1977, Santa Regina y Tarazona 2001). Este adelanto en la caída de las acículas se produce como consecuencia de un déficit de agua en verano, lo que impide al árbol mantener toda la masa foliar provocando la caída de las acículas más viejas (Blanco *et al.* 2005, Pausas 1993). Esta caída prematura hizo que los valores de desfronde fueran más altos en esta época provocando ligeras diferencias en las estimas directas realizadas en otros sistemas del norte de Europa.

Los valores del coeficiente de extinción lumínica (K) también presentaron gran variación en función del LAI utilizado para su cálculo. Así, cuando K se estimó a partir del LAI_{desfronde} los valores observados estuvieron entre 0,10 y 0,24 y cuando las estimaciones se realizaron a partir del LAI_{efectivo} los valores oscilaron entre 0,34 y 0,79.

Los valores de K a partir del LAI efectivo se encontraron dentro del rango establecido para el dosel de bosques de coníferas, entre 0,40 y 0,65 (Jarvis y Leverenz 1983, Pierce y Running 1988, Vose y Swank 1990). Sin embargo, los valores obtenidos a partir del desfronde fueron inferiores, ya que los valores de LAI fueron altos. En todos los casos la parcela del medio fue la que presentó los valores más altos, indicando que el

dosel no dejó pasar tanta luz a través de él, como en el resto de las parcelas. Por el contrario los valores bajos indicaron que el dosel dejó pasar más luz a través de él, y por lo tanto la vegetación del sotobosque estuvo más iluminada (Pronk *et al.* 2003).

La dinámica del desfronde es el resultado del estado fisiológico del bosque, y afecta significativamente a su fertilidad y productividad. Es importante conocer bien dicha dinámica y su variabilidad estacional y anual, para poder considerarla a la hora de evaluar las características ópticas del dosel, así como cuando se requiera para la estimación de variables como el LAI (Piatek y Allen 2000). Es preciso comprender el ciclo completo del follaje y la duración y periodicidad de los principales eventos, desde su incorporación al dosel hasta su descomposición en el suelo, para incluirlo de forma explícita en los modelos de dinámica forestal. La tasa de descomposición del desfronde obtenidas en las parcelas experimentales se encuentran dentro del rango descrito por otros autores para pino silvestre, en la Península Ibérica (Gallardo *et al.* 1995, Pausas 1997, Santa Regina *et al.* 1989) y en Europa (Berg 1988, Fiotertto *et al.* 1998). Aunque los factores climáticos, temperatura y humedad, sean los principales factores que regulan las tasas de descomposición (Berg *et al.* 1993, Berg y Meentemeyer 2001, Blanco 2004, Gallardo 2000, Hernández *et al.* 1992), existen otros factores, como el pH, la textura del suelo, la capacidad de intercambio catiónico, el porcentaje de saturación de bases o incluso el tipo de hoja que influyen también en la velocidad de descomposición, y por tanto en el funcionamiento del ecosistema (Berg *et al.* 1993, Lirii *et al.* 2002). Así, la producción media de desfronde durante el año 2003, 5.220 kg/ha, se encuentra también dentro del rango de producción del pino silvestre (Blanco 2004, Pausas 1997, Puigdefábregas y Alvera 1977).

Conclusiones

La estructura del dosel influyó significativamente en la disponibilidad de luz en el sotobosque del pinar. Las medidas directas de radiación lumínica se correlacionaron fuertemente con las estimas realizadas a partir de las fotografías hemisféricas. Sin embargo, aunque las estimas directas e indirectas del LAI se correlacionaron positivamente, las estimas indirectas realizadas con fotografía hemisférica subestimaron los valores reales, al no considerar el empaquetamiento de las acículas ni la distribución irregular de los ángulos foliares. Como resultado de esta variación el coeficiente de extinción lumínica (K) presentó un alto rango de variación en función del método empleado, siendo siempre los valores más altos en la parcela más oscura. Los valores de K, a partir del LAI_{desfronde} estuvieron dentro del rango establecido para otros bosques de coníferas. La dinámica del desfronde se relacionó con los factores climáticos y afectó significativamente a las estimaciones indirectas del LAI, así como a la fertilidad y productividad del bosque.

V. BIBLIOGRAFÍA

- Albrektson, A.** (1988). Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in relation to site quality, stand age and latitude. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3:333-342.
- Anderson, J. M.** (1964). Studies of the woodland Light climate. I. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- Baldocchi, D. & Collineau, S.** (1994). The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. *In: Exploitation of environmental heterogeneity by plants: Ecophysiological Processes Above and Belowground*. Academic Press, San Diego CA, pp 21-71. Caldwell, M. M., Pearcy, R. W. (Eds.)
- Beadle, C. L., Talbot, H. & Jarvis, P. G.** (1982). Canopy structure and leaf area index in a mature Scots Pines forest. *Forestry* 55: 105-123.
- Beckage, B. & Clark, J. S.** (2003). Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Berg, B.** (1988). Dynamics of nitrogen (¹⁵N) in decomposing Scot pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scot pine forest. *IV Canadian Journal of Botany* 66: 1539-1546.
- Berg, B.** (1991). Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany* 69: 1449-1451.
- Berg, A. A., Albrektson, A., Berg, M. P., Corina, J., Johansson, M-B., Gallardo, A., Madeira, M., Pausas, J., Kratz, W., Vallejo, R. & McClaugherty, C.** (1999). Amounts of litter fall in some pine forests in a European transect, in particular Scots pine. *Annals of Forests Science* 56: 625-639.
- Berg, B., Berg, M. P., Bottner, P., Box, E., Breymeyer, A., Calvo De Anta, R., Couteaux, M., Escudero, A., Gallardo, A., Kratz, W., Madeira, M., Malkonen, E., McClaugherty, C., Meentemeyer, V., Munoz, F., Piussi, P., Remacle, J. & Virzo De Santo, A.** (1993). Litter mass loss rates in pine forests of Europe and eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry* 20 (3): 127-159.
- Berg, B. & Meentemeyer, V.** (2001). Litter fall in some European coniferous forests as dependent on climate: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 292-301.
- Blanco, J. A.** (2004) La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de pino silvestre de los Pirineos Navarros. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra.
- Blanco, J. A., Zavala, M. A., Imbert, J. B. & Castillo, F. J.** (2005). Sustainability of forest management practices: evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management* 213: 209-228.
- Bobock, K. L.** (1963). Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf litter of sessile oak (*Quercus petraea*). *Journal of Ecology* 51: 555-566.
- Bray, J. R. & Gorham, E.** (1964). Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research* 2: 115-157.

- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A. & White, P. S.** (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forestry Research* 20: 620-631.
- Caham, C. D., Finzi, A. C., Pacala, S. W. & Burbano, D. H.** (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests-interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 337-349.
- Carceller, F. R.** (1995). Dinámica forestal y ciclo de nutrientes en los bosques de la Vertiente Norte del Moncayo. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.
- Chazdon, R. L.** (1998). Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-27.
- Chazdon, R. L. & Pearcy, R. W.** (1991). The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bioscience* 41(11): 760-766.
- Chen, J. M. & Black, T. A.** (1992). Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell and Environment* 15: 421-429.
- Chen, J. M. Rich, P. M., Gower, S. T., Norman, J. M. & Plummer, S.** (1997). Leaf area index of boreal forest: Theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research* 102 (24): 29429-29443.
- Endler, J. A.** (1993). The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 61: 1-27.
- Fajardo, A. & de Graaf, R.** (2004). Tree dynamics in canopy gaps in old-growth forests of *Nothofagus pumilo* in Southern Chile. *Plant Ecology* 173: 95-105.
- Fioretto, A., Musacchio, A., Andolfi, G. & d. Santo, A. V.** (1998). Decomposition dynamics of litter of various pine species in a corsican pine forest. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 721-727.
- Gallardo, J. F.** (2000). Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. En Zamora, R. & Pugnaire, F. I. (eds). *Ecosistemas mediterráneos. Análisis Funcional* 95-122. Universidad de Granada.
- Gallardo, J. F., Regina, I. S., Harrison, F. & Howard, D. M.** (1995). Organic matter and nutrient dynamics in three ecosystems of the "Sierra de Bejar" mountains (Salamanca Province, Spain). *Acta Oecología* 16: 447-459.
- García del Barrio, J. M.** (1997). Importancia del sotobosque en el almacenamiento y flujo de materia orgánica y nutrientes en un pinar de *Pinus sylvestris* L. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- García del Barrio, J. M.** (2000). Compartimentos y flujos de biomasa y nutrientes en un pinar de *Pinus sylvestris* L. en el monte de Valsaín. *Monografías INIA: Forestal* 2: 178.
- Gendron, F., Messier, C. & Comeau, P. G.** (1998). Comparison of various methods for estimating the mean growing season percent photosynthetic photon flux density in forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 92: 55-70.
- González, M. I. & Gallardo, J. F.** (1982). El efecto hojarasca: una revisión. *Anales de Edafología y Agrobiología* 41 (1): 1127-1157.
- Gower, S. T., Kucharik, C. J. & Norman, J. M.** (1999). Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sens. Environ* 70: 29-51.

- Gower, S. T. & Norman, J. M.** (1991). Rapid estimation of leaf area index in conifer and broad-leaf plantations. *Ecology* 72 (5): 1896-1900.
- Gower, S. T., Reich P. B. & Son, Y.** (1992). Leaf longevity and its control on canopy structure and carbon assimilation by five tree species. *Tree Physiology* 12: 327-345.
- Harmon, M. E., Nadelhoffer, K. J., Blair, J. M., Robertson, G. P., Coleman, D. C., Bledsoe, C. S. & Sollins, P.** (1999). Measuring decomposition, nutrient turnover and stores in plant litter. *Standard soil methods for long term ecological research*.
- Hernández, I. M., Santa Regina, I. & Gallardo, J. F.** (1992). Dinámica de la descomposición de la hojarasca forestal en bosques de la cuenca del Duero (Provincia de Zamora): Modelización de la pérdida de peso. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 6: 339-355.
- Jarvis, P. G. & Leverenz, J. W.** (1983). Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. in *Ecosystem processes: mineral cycling, productivity, and man's influence*. O. L. Lange, Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. New York, Springer-Verlag, USA. 12D: 233-280.
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P. Weiss, M. & Baret, F.** (2004). Review of methods for *in situ* leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 19-35.
- Júdez, L.** (1993). Métodos estadísticos para su aplicación en agricultura. Monografía. ETSI Agrónomos. Madrid, 344 pp.
- Jurik, T. W., Briggs, G. M. & Gates, D. M.** (1985). A comparison of four methods determining leaf area index in successional hardwood forest. *Canadian Journal of Forestry Research* 15: 1154-1158.
- Kato, S. & Komiyana, A.** (2002). Spatial and seasonal heterogeneity in understory light conditions caused by differential leaf flushing of deciduous overstorey trees. *Ecological Research* 17: 687-693.
- Kavvadias, V. A., Alifragis, D., Tsiontsis, A., Brofas, G. & Stamatelos, G.** (2001). Litterfall, litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management* 144: 113-127.
- Kuoki, J. & Hokkanen, T.** (1998). Long-term needle litterfall of Scot pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperature factors. *Oecologia* 89: 176-181.
- Kübner, R. & Mosandi, R.** (2000). Comparison of direct and indirect estimation of leaf area index in mature Norway spruce stands of eastern Germany. *Canadian Journal of Forestry Research* 30: 440-447.
- Law, B. E., Van Tuyl, S., Cescatti, A. & Baldocchi, D. D.** (2001). Estimation of leaf area index in open-canopy ponderosa pine forests at different successional stages and management regimes in Oregon. *Agricultural and Forest Meteorology* 108: 1-14.
- Law, B. E. & Waring R. H.** (1994). Remote sensing of leaf area index and radiation intercepted by understory vegetation. *Ecological Applications* 4 (2): 272-279.
- Lirii, M., Setälä, H., Haimi, J., Pennanen, T. & Fritze, H.** (2002). Soil processes are not influenced by the functional complexity of soil decomposer food webs under disturbance. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1009-1020.

- Maass, J. M., Vose, J. M., Swank, W. T. & Martínez-Urizar, A.** (1995). Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* 74: 171-180.
- Machado, J. L. & Reich, P. B.** (1999). Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1438-1444.
- Marshall, J. D. & Waring, R. H.** (1986). Comparison of methods of estimating leaf-area index in old-growth douglas-fir. *Ecology* 67 (4): 975-979.
- Martínez-Alonso, C., Planelles, R., González, I., Cruz, A. C. de la, González, M. R., Minaya, M. T., Serrano, M., Pulido, S. & López Arias, M.** (2003). Relationship between litterfall production and climate parameters in a southern *Pinus sylvestris* forest. *Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western pyrenees, IUFRO, Navarra*.
- Meiwes, K. J., Merino, A. & Beese, F. O.** (1998). Chemical composition of throughfall, soil water, leaves and leaf litter in a beech forest receiving long term application of ammonium sulphate. *Plant and Soil* 201: 217-230.
- Miller, P. C.** (1969b). Solar radiation profiles in openings in canopies of aspen and oak. *Science* 164:308-309.
- Mori, A. & Takeda, H.** (2003). Light-related competitive effects of overstory trees on the understory conifer sapling in a subalpine forest. *J. For. Res.* 8: 163-168.
- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L. & Iriarte, S. V. B.** (1999). Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Norman, J. M. & Campbell, G. S.** (1991). Canopy structure. En: *Plant Physiological Ecology: Field Methods and instruments*. R. W. E. Pearcy, J. R.; Mooney, H. A. & Rundel, P. W. London: 301-325.
- Olson, J. S.** (1963). Energy storage and the balance of producers and consumers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Parent, S. & Messier, C.** (1996). A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Canadian Journal of Forestry Research* 26: 151-154.
- Pausas, J. G.** (1993). Litterfall in two pyrenean stands of *Pinus sylvestris* L. under different environmental conditions. *Fol. Bot. Misc.* 9: 127-136.
- Pausas, J. G.** (1997). Litter fall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forest of the eastern Pyrenees. *Journal of Vegetation Science* 8: 643-650.
- Pausas, J. G., Carceller, F. & Ramón Vallejo, V.** (1994). El desfronde en bosques de *Pinus sylvestris* L. en relación con las características climáticas. *Ecología* 8: 167-176.
- Pearcy, R. W.** (1989). Radiation and light measurements. En: *Plant Physiological Ecology: Field Methods and instruments*. R. W. E. Pearcy, J. R.; Mooney, H. A. & Rundel, P. W. London: 353-359.
- Pearcy, R. W.** (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 421-453.
- Piatek, K. B. & Allen, H. L.** (2000). Site preparation effects on foliar N and P use, retranslocation, and transfer to litter in 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 129: 143-152.

- Pierce, L. L. & Running, S. W.** (1988). Rapid estimation of coniferous forest leaf area index using a portable integrating radiometer. *Ecology* 69 (6): 1762-1767.
- Pronk, A. A., Goudriaan, J., Stilma, E. & Challa, H.** (2003). A simple method to estimate radiation interception by nursery stock conifers: a case study of eastern white cedar. *Wageningen Journal of Life Sciences* 51 (3): 279-295.
- Puigdefábregas, J. & Alvera, B.** (1977). Biomasa, producción y desfronde en el pinar con acebo de San Juan de la Peña (Huesca). *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental* 8: 23-40.
- Rey, A.** (1993). Determinación del área foliar (*Pinus sylvestris*). Congreso Forestal Español-Lourizán: 289-293.
- Rhoads, A. G., Hamburg, S. P., Fahey, T. J., Siccama, T. G. & Kobe, R.** (2004). Comparing direct and indirect methods of assessing canopy structure in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forestry Research* 34: 584-591.
- Rich, P. M.** (1990). Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews* 5(1): 13-29.
- Sampson, D. A., Albaugh, T. J., Johnsen, K. H., Allen, H. L. & Zarnoch, S. J.** (2003). Monthly leaf area index estimates from point-in-time measurements and needle phenology for *Pinus taeda*. *Canadian Journal of Forestry Research* 33: 2477-2490.
- Santa Regina, I., Gallardo, J. F. & San Miguel, C.** (1989). Ciclos biogeoquímicos en bosques de la Sierra de Béjar (Salamanca, España). 2. Retorno potencial de bioelementos por medio de la hojarasca. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 26: 155-170.
- Santa Regina, I. & Tarazona, T.** (2001). Nutrient pools to the soil through organic matter and throughfall under a Scots pine plantation in the Sierra de la Demanda, Spain. *European Journal of Soil Biology* 37: 125-133.
- Smith, A. P., Hogan, H. P. & Idol, J. R.** (1992). Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24 (4): 503-511.
- Smolander, S. & Stenberg, P.** (2001). A method for estimating light interception by a conifer shoot. *Tree Physiology* 21: 797-803.
- Soudani, K., Trautmann, J. & Walter J. M. N.** (2002). Leaf area index and canopy stratification in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *International Journal of Remote Sensing* 23 (18): 3605-3618.
- Steel, R. G. & Torrie, J. H.** (1989). *Bioestadística: principios y procedimientos*. Segunda edición. McGraw-Hill, México. 622 pp.
- Thomas, S. C. & Winner, W. E.** (2000). Leaf area index of an old-growth Douglas-fir forest estimated from direct structural measurements in the canopy. *Canadian Journal of Forestry Research* 30: 1922-1930.
- Turner, I. M., Lucas, P. W., Becker, P., Wong, S. C., Yong, J. W., Choong, M. F. & Tyree, M. T.** (2000). Tree leaf form in Brunei: a heath forest and a mixed dipterocarp forest compared. *Biotropica* 32: 53-61.
- Valladares, F.** (2005). Cambio global y ambiente lumínico en ecosistemas forestales mediterráneos: consideraciones ecológicas e implicaciones para la gestión. *Actas de la I reunión sobre ecología, ecofisiología y suelos forestales*. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales 20: 37-46.
- Valladares, F., Aranda, I. & Sánchez-Gómez, D.** (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua, en Valladares, F. 2004.

Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.

- Valladares, F. & Guzmán, B.** (2006). Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in abandoned Holm oak woodlands. *Annals of Forest Science* (en prensa).
- Valladares, F. & Percy, R. W.** (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant Cell and Environment* 25: 749-759.
- Vose, J. M. & Swank, W. T.** (1990). A conceptual model of forest growth emphasizing stand leaf area. Process modelling of forest growth responses to environmental stress, Timber Press. Portland, OR, USA
- Waring, R. H.** (1983). Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. *Advances in Ecological Research* 13:327-354.
- Watson, D. J.** (1947). Comparative physiological studies in growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*. 11: 41-76.
- Weiss, M., Baret, F., Smith, G. J., Jonckheere, I. & Coppin, P.** (2004). Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination. Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agricultural and Forest Meteorology* 121:37-53.
- Welles, J. M.** (1990). Some indirect methods of estimating canopy structure. *Remote Sensing Reviews* 5: 31-43.
- Welles, J. M. & Norman, J. M.** (1991). Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal* 83 (5): 818-825.



Capítulo 2

CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA ESPACIAL DE LA RADIACIÓN LUMÍNICA EN EL SOTOBOSQUE Y SU INFLUENCIA EN LA VEGETACIÓN LEÑOSA

Resumen

Objetivo principal: describir el patrón espacial de distribución de la radiación lumínica y las características de la vegetación leñosa del sotobosque para establecer las relaciones generales y espacialmente explícitas entre ambas.

Hipótesis: la cobertura y riqueza de especies leñosas del sotobosque está afectada por la radiación lumínica disponible y la señal de esta influencia es perceptible a pesar de la coexistencia de numerosos factores no estudiados, tanto naturales (e.g. edáficos) como de origen antrópico. Esta señal puede cambiar de intensidad y signo en función de la altitud de la parcela o del transecto.

Resultados y conclusiones principales: se evalúan las características estructurales de la vegetación leñosa del sotobosque, así como su estructura espacial y su relación con el patrón espacial del ambiente lumínico, así como la influencia de la radiación lumínica en la estructura de la vegetación leñosa. Se observó una influencia no lineal de la radiación en la vegetación leñosa del sotobosque, con un umbral neto en torno al 40% por encima del cual la cobertura y la riqueza aumentaron con la radiación. La influencia de la radiación lumínica sobre la vegetación leñosa cambió de signo con la altitud. La influencia de la radiación lumínica en la estructura y riqueza de las comunidades leñosas del sotobosque fue moderada, incluso imperceptible en varios puntos de muestreo, lo que reveló la importancia de factores edáficos y otros factores relacionados con la intervención humana. Esto hace poco realista la modelización de procesos de regeneración y dinámica del bosque en función de la luz a diferencia de otros bosques templados y tropicales. Las interacciones positivas observadas entre los juveniles de pino silvestre y la vegetación leñosa indicaron procesos de facilitación. Estos procesos se observaron principalmente en las zonas altas, donde la protección del dosel ante las bajas temperaturas, podría explicar estas relaciones.

I. INTRODUCCIÓN

La heterogeneidad espacial y temporal del ambiente lumínico en los bosques está principalmente influida por la estructura del dosel, la cual, en general, dista mucho de ser homogénea y continua, generando por tanto un patrón espacial complejo en la luz del sotobosque (Canham *et al.* 1994). La cuantificación y caracterización de la luz en el sotobosque es fundamental para evaluar su papel en la estructura espacial y dinámica de las comunidades vegetales, en la propia regeneración del bosque así como en la vida animal. La heterogeneidad lumínica no sólo depende de la cantidad de luz recibida, sino también de la calidad y tipo de radiación. Tanto la luz directa como la luz difusa tienen un importante papel en el bosque, aunque la luz difusa es proporcionalmente más importante en el interior que en el exterior del bosque (Canham *et al.* 1990), ya que las plantas del sotobosque tienden a optimizar la escasa luz que les permite el dosel. La radiación en la naturaleza es muy variable y, en general, es la propia vegetación la que condiciona la variabilidad lumínica del bosque, y a la vez una de las principales afectadas por ella (Canham *et al.* 1994, Nicotra *et al.* 1999). El ambiente lumínico en el suelo de un bosque, tal y como lo reciben las plántulas es muy heterogéneo en el espacio y en el tiempo. Por ejemplo, la formación de claros en el dosel supone profundos cambios en las condiciones de luz, modificando la temperatura, humedad y riqueza de nutrientes en el suelo (Brokaw 1985, Denslow 1980, 1987). Estos cambios pueden afectar a la regeneración y desarrollo de las especies vegetales, pudiéndose distinguir especies

tolerantes a la sombra, aquellas que sólo se regeneran bajo el dosel, y especies heliófilas, que requieren luz para desarrollarse. Mientras diversos estudios han examinado el efecto de los claros en la regeneración de especies arbóreas (Bazzaz 1979, Canham 1989, Shupp *et al.* 1989), el efecto en las comunidades herbáceas y arbustivas ha recibido menos atención (Damascos y Rapoport 2002).

El manejo forestal aumenta la heterogeneidad lumínica implicando un incremento de la biodiversidad de especies (Canham *et al.* 1994, Schnitzer y Carson 2001), suponiendo una serie de alteraciones en su estructura natural que influirá en numerosos procesos como la productividad, la biodiversidad, etc. Las consecuencias ecológicas del manejo forestal dependerán de la escala espacial y temporal en que se realice, pero el verdadero papel de la heterogeneidad ambiental de la luz sobre la coexistencia de especies no es todavía bien conocido, por lo que el manejo sostenible de los bosques requiere avances en este sentido.

La información disponible en nuestros días sobre las características de la radiación que llega a nuestros ecosistemas es todavía escasa. El tipo y cantidad de radiación que llega a los ecosistemas forestales mediterráneos ha sido descrito con poco detalle y suponen una fuente de información fundamental para el uso y gestión de los mismos (Valladares 2003 y 2004).

El patrón de distribución de la vegetación está influenciado por numerosos procesos que actúan simultáneamente. Los recursos edáficos, las interacciones entre especies, ya sean de competencia o facilitación, la presencia de ambientes adecuados para la germinación de semillas y desarrollo de plántulas y otros procesos aleatorios, condicionan de manera determinante la distribución de especies vegetales. El conocimiento de estos procesos ha sido la preocupación de los ecólogos en las últimas décadas (Dale *et al.* 2000, Terradas 2001). Aunque el estudio de los patrones espaciales no identifica qué procesos están actuando concretamente en la distribución de las especies, permite utilizarlo como herramienta para plantear hipótesis sobre las posibles causas que generan los patrones espaciales de la vegetación (Maestre 2006).

El conocimiento de la distribución espacial de la vegetación leñosa supone un acercamiento al conocimiento del funcionamiento del pinar (Maestre 2002). Estos estudios en ambiente mediterráneo de montaña, donde las condiciones meteorológicas concretas hacen que la vegetación esté limitada por el clima y la gestión del monte, se hacen sumamente interesantes para comprender los procesos de regeneración del pinar y su relación con las perturbaciones antropogénicas (Dale y MacIsaac 1989).

Existen muchas incertidumbres sobre estos aspectos en el bosque mediterráneo, donde el periodo de sequía condiciona la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas de manera muy diferente a otros sistemas naturales más estudiados, como por ejemplo ecosistemas tropicales, boreales o incluso templados no mediterráneos (Valladares 2005). El conocimiento del ambiente lumínico en ecosistemas forestales y su incidencia en los procesos de regeneración y dinámica del bosque es por tanto muy necesario y

puede ayudar a estimar la influencia del cambio global en la evolución de los sistemas forestales, y a evitar o mitigar algunos de sus efectos más adversos (Valladares 2005).

Objetivos e hipótesis

El objetivo principal de este capítulo es describir el patrón espacial de distribución de la radiación lumínica y de la vegetación leñosa en el sotobosque, para establecer las relaciones generales y espacialmente explícitas entre ambas.

Los objetivos específicos de este capítulo son:

- Explorar los patrones espaciales de distribución de la radiación lumínica en el sotobosque.
- Explorar los patrones espaciales de distribución de los individuos juveniles de pino silvestre y de las especies leñosas presentes en el sotobosque.
- Evaluar el efecto de la luz en el desarrollo de la vegetación leñosa y de los individuos juveniles de pino silvestre.
- Estudiar si el efecto escala entre parcelas (20-30 m) y transectos (300 m) es significativo dentro del pinar.
- Estimar posibles umbrales lumínicos en la respuesta de la vegetación del sotobosque.

La hipótesis general que se plantea en este capítulo es que la cobertura y riqueza de especies leñosas del sotobosque están afectadas por la radiación lumínica disponible y la señal de esta influencia es perceptible a pesar de la coexistencia de numerosos factores no estudiados, tanto naturales (e.g. edáficos) como de origen antrópico. Esta señal puede cambiar de intensidad y signo en función de la altitud de la parcela o del transecto.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

1. Propiedades ópticas del dosel y estructura espacial de la luz en el sotobosque

Para evaluar las propiedades ópticas del dosel se utilizó la fotografía hemisférica. En todas las parcelas se realizaron fotografías hemisféricas en las cuadrículas de la malla establecida, como se explica en el apartado de material y métodos del capítulo 1. Para aumentar la resolución del estudio se diseñaron e instalaron tres transectos experimentales de 300 m de largo y 3 m de ancho, perpendiculares a la pendiente del terreno y en las mismas cotas que las parcelas experimentales. En ello también se realizaron también fotografías hemisféricas cada 1,5 m. En este caso las fotografías se ubicaron en el centro de cada cuadrícula de 1,5 x 3 m, también a 1 metro del suelo.

En cada transecto se realizaron 200 fotografías durante el mes de septiembre del año 2004. Posteriormente se clasificaron todas las imágenes y se calcularon las variables VisSky, ISF, DSF, GSF, LAI _{efectivo}, GndCover y destellos de sol (ver capítulo 1).

Para caracterizar el patrón espacial de las variables de luz en las parcelas y transectos experimentales se han utilizado técnicas geoestadísticas basadas en los semivariogramas. Si las variables se distribuyen al azar, los valores del semivariograma no se verán afectados por la distancia. Si los valores están autocorrelacionados el semivariograma incrementará sus valores con la distancia hasta que llegue a una asíntota. La distancia a la que se alcanza esta asíntota se llama rango e indica el límite de la dependencia espacial (en el caso de la vegetación el rango suele indicar la longitud de las manchas de vegetación). La cantidad de varianza no explicada por la distancia o *nugget* se representa como la intercepción del eje Y del semivariograma, y se debe a errores de medida y a la variación espacial existente a distancias menores que el intervalo de muestreo más pequeño (Maestre 2002, Webster y Oliver 1992) (Figura 2.1).

A partir de los semivariogramas se realizaron los mapas de distribución espacial de las variables de luz en las parcelas. Los transectos, por su carácter lineal, no se representaron en mapas.

Para estudiar el patrón de distribución espacial de los árboles adultos de pino silvestre presentes en las parcelas experimentales se aplicó la K de Ripley (Ripley 1977), donde la hipótesis nula asume que la disposición de los individuos es al azar.

2. Estudio de las comunidades leñosas del sotobosque

Para estudiar las comunidades leñosas del sotobosque del pinar se utilizó la malla cuadrada de 1,5 x 1,5 m de lado establecida en las tres parcelas experimentales (ver

capítulo 1). Además de estas parcelas, se utilizaron los tres transectos de 300 m de largo y 3 m de ancho.

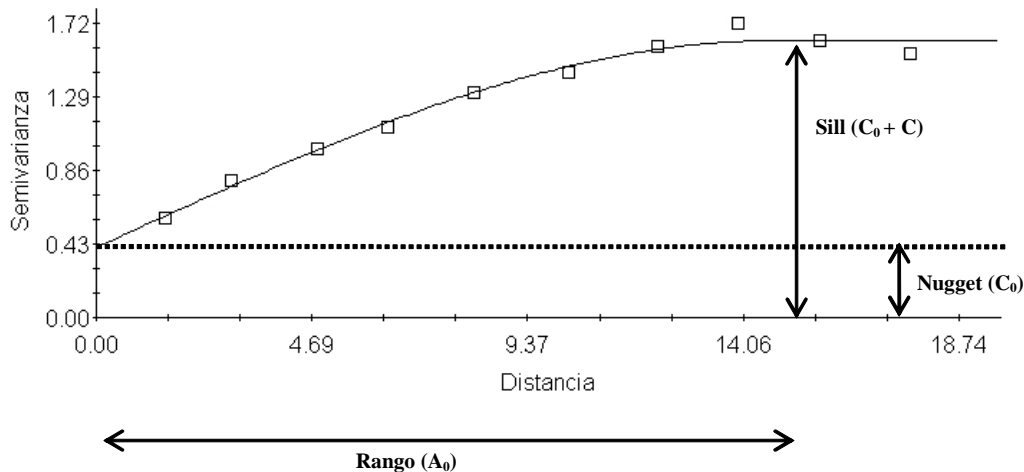


Figura 2.1: Ejemplo de un semivariograma que muestra una estructura espacial a una escala indicando los valores de la semivarianza (cuadrados). Nugget (C_0) indica el porcentaje de varianza no explicada por el espacio. Sill ($C_0 + C$) o asíntota es el punto en el que la semivarianza deja de ser función de la distancia. Rango (A_0) es la distancia a la cual la variable objeto de estudio está relacionada espacialmente.

Tanto en las parcelas como en los transectos se realizó un inventario de la vegetación leñosa en cada cuadrícula de la malla.

En las parcelas se estimó la cobertura de las especies leñosas utilizando una escala semi-cuantitativa de 0 a 4 (clase 0: 0 % de cobertura; clase 1: 1-24 %; clase 2: 25-49 %; clase 3: 50-74 %; clase 4: 75-100 %). También se midió la altura máxima de la vegetación en cada cuadrícula y los diámetros en la base de todos los tallos mayores de 1 cm. En aquellos individuos con tallos menores de 1 cm se contó el número de tallos, para posteriormente estimar la densidad de tallos por cuadrícula. Todos estos inventarios se realizaron durante los meses de mayo y junio de 2004.

En los transectos la cobertura de la vegetación leñosa se estimó mediante censo-inventario, expresando la cobertura en porcentaje. Para la estimación visual se empleó como referencia una plantilla con una serie de superficies de cobertura crecientes generadas por ordenador (Folk 1951).

También se realizó un inventario de los individuos juveniles de pino silvestre, para estimar su desarrollo en las primeras etapas de crecimiento. Para esto se midieron los diámetros en la base de todos los tallos mayores de 1 cm, y en aquellos individuos donde los tallos fueron menores de 1 cm, se contó el número de tallos para calcular la densidad de tallos por cuadrícula. Además, se estimó la edad aproximada de cada individuo

contando el número de inserciones de las ramas desde la base hasta el ápice. Estos inventarios se realizaron durante el mes de septiembre de 2004.

3. Análisis de relaciones espaciales entre variables

Para analizar las relaciones entre los patrones espaciales de distribución de las especies leñosas y de los juveniles de pino silvestre, entre sí y con las variables lumínicas, se utilizó el programa informático SADIE. Este programa permite analizar el grado de asociación espacial entre especies distintas, y entre éstas y las variables ambientales (Perry 1998, Winder *et al.* 2001). Los resultados obtenidos están condicionados únicamente por la heterogeneidad de los datos (Maestre 2002). SADIE permite calcular el patrón espacial de la variable estudiada, por ejemplo la cobertura específica, estimando el mínimo esfuerzo (distancia mínima) necesario para obtener una distribución regular, donde todas las unidades de muestreo tengan el mismo valor (Maestre 2003). Generalmente, cuanto mayor es la distancia mínima mayor será la agregación de los datos. Se obtiene un índice de agregación, I_a , que es utilizado para describir el patrón espacial de los datos. Si $I_a > 1$ los datos muestran una distribución agregada, si $I_a = 1$ aleatoria y si $I_a < 1$ regular (Perry *et al.* 1999).

Sin embargo, para estudiar si un punto concreto tiene un valor de cobertura elevado o bajo, si forma parte de una mancha (zona con cobertura mayor a la media) o de un claro (zona con cobertura menor a la media), o se distribuye al azar, el índice de agregación (I_a) no proporciona toda la información. Para el cálculo de esta estimación se utiliza el índice de agrupación (V), que cuantifica el grado en el que cada unidad de muestreo contribuye a la distribución global de los datos, lo que también permite conocer espacialmente la distribución de las variables en manchas y claros. Valores de V altos y positivos significan que las unidades de muestreo están dentro de una mancha ($V > 1,5$), mientras que los que estén dentro de un claro tendrán valores altos y negativos ($V < -1,5$). Los valores de V cercanos a 1 indican una distribución aleatoria de la variable. La media de los valores de V que representan las manchas se definen como V_i y la media de los valores de V que representan los claros se definen como V_j .

El patrón espacial de las variables de luz y de cobertura de las especies leñosas, se analizó en las parcelas y transectos experimentales. Se realizaron mapas de V sólo para las parcelas, ya que en los transectos no fue posible por su carácter lineal.

4. Tratamiento de datos y análisis estadístico

El tratamiento estadístico de los datos se realizó mediante el cálculo de la media, desviación estándar, máximos y mínimos de todas las variables. Todos los datos fueron estudiados mediante el análisis de la varianza (ANOVA de una vía) considerando un nivel de significación de $\alpha = 0,05$. Antes de efectuar el análisis de la varianza se comprobaron

la normalidad de la distribución de las variables (test de Kolmogorv-Smirnov) y la homogeneidad de las variables (test de Levene). En aquellas variables que no cumplieron estos requisitos se realizaron las transformaciones oportunas para cumplir la hipótesis, aunque se presentan los valores medios sin transformar (Steel y Torrie 1989). Para comparar las diferencias encontradas entre grupos se utilizó el test de Tukey (Júdez 1993). En el caso de que las variables transformadas no cumplieran las condiciones para hacer estas comparaciones, se utilizó el test de Kruskal-Wallis de comparación de medianas. La relación entre las variables lumínicas y las variables estructurales de la vegetación leñosa se exploró mediante análisis de correlación (coeficiente de Spearman para las variables no normales).

Todas las fotografías, tanto de las parcelas como de los transectos, se analizaron y clasificaron con el programa informático Hemiview 2.1 (1999, Delta-T Devices Ltd.UK).

Para describir la estructura espacial de las variables se utilizaron los semivariogramas. A partir de estos se realizó una interpolación y elaboración de mapas para las variables lumínicas, mediante el método kriging, que considera el valor de la variable de los puntos vecinos y su relación espacial, conocida a partir de los semivariogramas (Legendre y Fortín 1989, Robertson 2000). El análisis geoestadístico se realizó con el programa informático GS+ 5.0 para Windows (Gamma Design Software, Plainville, Michigan, USA).

El estudio del patrón espacial de la vegetación y la radiación lumínica se realizó con el programa SADIE, utilizando para la elaboración de los mapas el programa Surfer para Windows (Goleen Software, Colorado, USA)

El tratamiento estadístico de los datos se realizó con el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, Incorporated, Tulsa, Oklahoma, USA).

III. RESULTADOS

1. Estructura y propiedades ópticas del dosel del pinar

Los individuos adultos de pino silvestre de las parcelas experimentales presentaron una distribución al azar, según la K de Ripley, en las parcelas superior y media. En estas parcelas la curva de la función L se encuentra dentro del espacio definido por el intervalo de confianza, por lo que se acepta la hipótesis de que los pinos se distribuyen al azar. En la parcela inferior se observó una situación similar salvo a 2, 6 y 7 m, donde se observó agregación, ya que la función L discurre fuera del espacio definido por el intervalo de confianza (Figura 2.2).

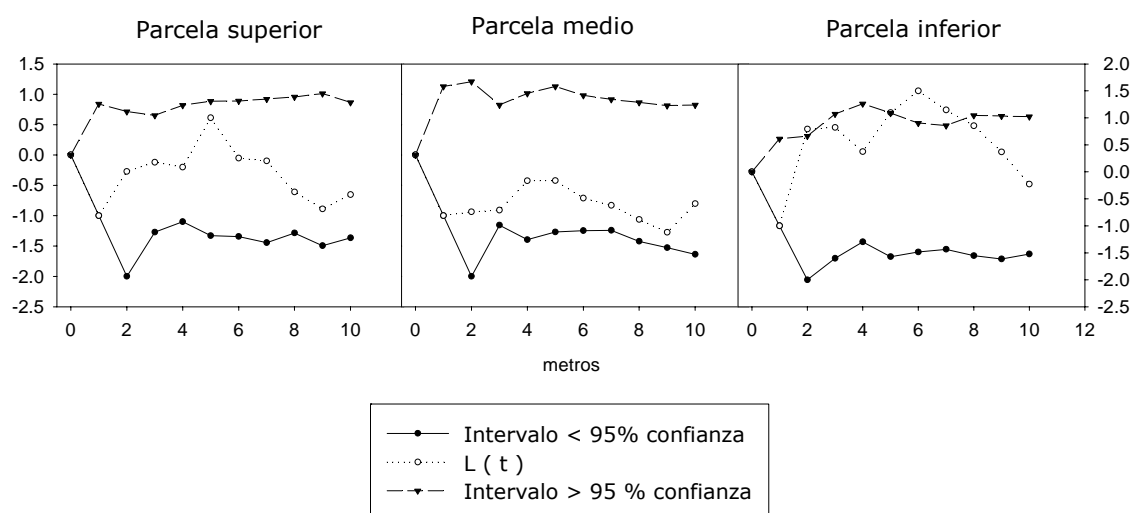


Figura 2.2: Función de los patrones de distribución de los individuos adultos de pino silvestre en las parcelas experimentales. La línea discontinua clara representa la función empírica $L(t)$ y las líneas en negrita indican el valor teórico de la hipótesis. $N = 16, 15$ y 14 .

En las parcelas existieron diferencias estadísticamente significativas para las variables de luz difusa ($H_{ISF} = 186,1$, $p < 0,0001$), luz directa ($H_{DSF} = 113,6$, $p < 0,0001$), GSF ($H = 125,8$, $p < 0,0001$) y la fracción del suelo cubierta por el dosel del bosque ($H_{GndCover} = 311,2$, $p < 0,0001$), siendo la parcela inferior la que presentó los valores más altos y la parcela del medio los valores más bajos. No existieron diferencias estadísticamente significativas entre parcelas para el $LAI_{efectivo}$ ($H = 1,67$, $p = 0,43$). En la parcela del medio se registró el mayor número de destellos de sol por día, con un promedio de 32 destellos ($H = 65,6$, $p < 0,0001$). Sin embargo, estos fueron los de menor duración, con una duración media de 14 minutos, frente a 17 minutos que

duraron en la parcela inferior. Para el conjunto de las parcelas la media de la duración máxima de los destellos de sol fue de 111 minutos y se observó en la parcela inferior. La media de la duración mínima fue de 56 segundos y se observó en la parcela del medio (Tabla 2.1).

El transecto superior recibió en promedio más luz que el resto de los transectos, y fue el que tuvo mayor variación de GSF, presentando el ambiente lumínico más heterogéneo. Por el contrario, el transecto del medio fue el que menos radiación recibió con los valores más bajos de GSF ($0,09 \text{ mol/m}^2/\text{año}$). Existieron diferencias estadísticamente significativas entre el transecto del medio y el transecto superior e inferior para la luz difusa ($H_{ISF} = 6,58$, $p = 0,0372$), pero no para la luz directa ($H_{DSF} = 37,5$, $p < 0,0001$). No existieron diferencias estadísticamente significativas para el LAI efectivo ($H = 3,25$, $p = 0,1972$) y la fracción de cielo visible ($H_{VisSky} = 0,58$, $p = 0,7452$) entre transectos (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Variables lumínicas de las parcelas y transectos de la cuenca, obtenidas mediante fotografía hemisférica. Los valores representan la media \pm desviación estándar, mínimos y máximos (Test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Las letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre las parcelas, ns: no significativo. Las fotografías se realizaron en las parcelas en el mes de marzo y en los transectos en el mes de septiembre del año 2004. Unidades: $\text{mol/m}^2/\text{año}$ (variables lumínicas).

	Parcela superior	Parcela medio	Parcela inferior	Transecto superior	Transecto medio	Transecto inferior
ISF	$0,39 \pm 0,05$ b	$0,36 \pm 0,03$ c	$0,43 \pm 0,04$ a	$0,41 \pm 0,12$ a	$0,37 \pm 0,04$ b	$0,37 \pm 0,05$ a
mínimo	0,31	0,29	0,35	0,23	0,20	0,23
máximo	0,54	0,45	0,53	0,80	0,49	0,49
DSF	$0,40 \pm 0,07$ b	$0,36 \pm 0,04$ c	$0,43 \pm 0,06$ a	$0,38 \pm 0,16$ a	$0,29 \pm 0,07$ a	$0,32 \pm 0,06$ a
mínimo	0,29	0,26	0,28	0,09	0,06	0,14
máximo	0,61	0,45	0,57	0,81	0,47	0,49
GSF	$0,40 \pm 0,07$ b	$0,36 \pm 0,04$ c	$0,43 \pm 0,06$ a	$0,38 \pm 0,15$ a	$0,30 \pm 0,06$ c	$0,33 \pm 0,06$ b
mínimo	0,29	0,27	0,29	0,12	0,09	0,15
máximo	0,61	0,45	0,55	0,79	0,46	0,48
VisSky	$0,29 \pm 0,04$ a	$0,28 \pm 0,02$ a	$0,29 \pm 0,03$ b	$0,28 \pm 0,09$ ns	$0,25 \pm 0,03$ ns	$0,26 \pm 0,05$ ns
mínimo	0,22	0,23	0,21	0,13	0,14	0,14
máximo	0,42	0,33	0,37	0,56	0,32	0,37
GndCover	$0,54 \pm 0,06$ b	$0,59 \pm 0,03$ a	$0,42 \pm 0,06$ c	$0,38 \pm 0,23$ b	$0,47 \pm 0,15$ a	$0,47 \pm 0,13$ a
mínimo	0,36	0,50	0,29	0,00	0,00	0,001
máximo	0,64	0,68	0,56	0,68	0,72	0,71
LAI efectivo	$1,12 \pm 0,13$ a	$1,14 \pm 0,07$ a	$1,14 \pm 0,15$ a	$1,32 \pm 0,46$ ns	$1,37 \pm 0,25$ ns	$1,35 \pm 0,33$ ns
Destellos de sol						
Nº (día^{-1})	$28,5 \pm 5,9$ b	$32,6 \pm 5,4$ a	$26,9 \pm 5,4$ b	$24,2 \pm 7,8$ b	$29,1 \pm 6,7$ a	$28,7 \pm 6,4$ a
Media (min)	$15,5 \pm 4,2$	$14,5 \pm 3,5$	$16,9 \pm 5,8$	$20,1 \pm 16,4$	$13,6 \pm 4,5$	$15,2 \pm 4,8$
Media máximos (min)	76	90	111	163	103	94
Media mínimos (seg)	61	56	64	70	59	60

En el transecto superior se observó la mayor fracción del suelo cubierto por el dosel de todos los transectos ($H_{GndCover} = 16$, $p = 0,0003$). En el transecto superior se

produjeron menos destellos de sol por día que en los otros dos transectos ($H = 53,8$, $p < 0,0001$), pero estos fueron los más largos, con una duración media de 16 minutos. Para el conjunto de los transectos la duración máxima promedio de los destellos de sol fue de 163 minutos y se observó en el transecto superior. La duración mínima promedio fue de 59 segundos y se observó en el transecto del medio (Tabla 2.1).

2. Estructura espacial de la luz del sotobosque

El análisis de los semivariogramas reveló la presencia de una clara estructura espacial de la luz en las parcelas y transectos experimentales. Para la luz directa (DSF) y la luz difusa (ISF) el modelo que mejor se ajustó para la descripción espacial de las variables fue el modelo esférico, con un ajuste superior a 0,89, excepto en el transecto del medio, donde las variables no presentaron un patrón espacial claro ($r^2 < 0,30$). Se observaron diferencias significativas entre la estructura espacial de ISF y DSF, en las parcelas superior e inferior, pero no en la del medio, siendo mayor el rango para DSF (8,5 parcela superior y 6,2 parcela inferior) que para ISF (5,7 parcela superior y 5,7 parcela inferior). En los transectos estas diferencias sólo se observaron en el transecto inferior. El rango aumentó de manera directamente proporcional a la escala de la heterogeneidad, reflejando de forma numérica la escala de la heterogeneidad. Así, las variables luz difusa y luz directa, en las parcelas superior e inferior, perdieron su estructura espacial a distancias más cortas que en la parcela del medio (Tabla 2.2). Este resultado se vio reforzado por los mapas (Figura 2.3).

Tabla 2.2: Valores de los parámetros obtenidos a partir de los semivariogramas realizados para ISF y DSF en las parcelas y transectos experimentales. C_0 (*Nugget*): indica el porcentaje de varianza no explicada por el espacio; Asíntota (*sill*): punto en el que la semivarianza deja de ser función de la distancia; Estructura espacial (*sill-nugget/sill*), Rango: distancia a la cual la variable está relacionada espacialmente, R^2 : coeficiente de determinación de la regresión.

		Modelo	C_0	Asíntota	Estructura espacial	Rango	R^2
Parcela superior	ISF	Esférico	0,00002	0,003	0,99	5,29	0,93
	DSF	Esférico	0,0004	0,004	0,9	8,48	0,98
Parcela medio	ISF	Esférico	0,00023	0,0008	0,71	13,45	0,92
	DSF	Esférico	0,00039	0,0016	0,76	11,62	0,96
Parcela inferior	ISF	Esférico	0	0,0018	1	7,83	0,96
	DSF	Esférico	0,00013	0,004	0,97	9,3	0,96
Transecto superior	ISF	Esférico	0,00001	0,014	0,99	86,8	0,99
	DSF	Esférico	0,00048	0,02746	0,98	92,2	0,98
Transecto medio	ISF	Esférico	0,00001	0,018	0,99	19,5	0,22
	DSF	Esférico	0,0006	0,079	0,99	18,5	0,30
Transecto inferior	ISF	Esférico	0,00054	0,00361	0,85	137,5	0,9
	DSF	Esférico	0,00156	0,00518	0,7	121,8	0,96

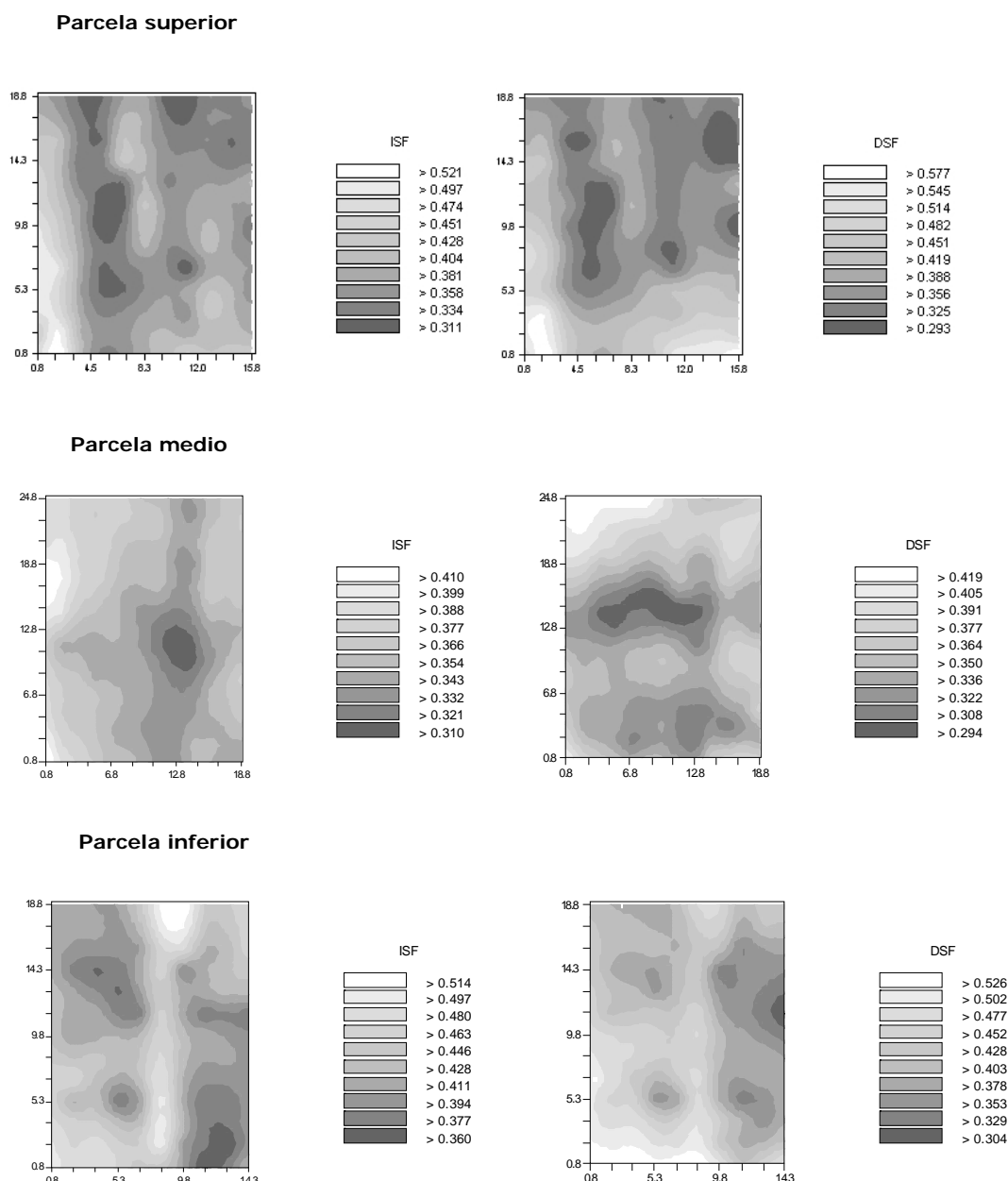


Figura 2.3: Mapas de luz directa (DSF) y difusa (ISF) en las tres parcelas experimentales. Mapas hechos a partir de las fotos realizadas en marzo de 2004.

Los mapas obtenidos a partir de los semivariogramas mostraron zonas con distintas intensidades de luz dentro de las parcelas. En la parcela superior se observó claramente una zona en el lado izquierdo donde la luz difusa fue mucho mayor que en el resto. Esto mismo se observó para la luz directa, aunque no fue tan significativo. En la parcela del medio se observó una zona en el centro de la parcela oscura, con valores bajos de luz difusa y luz directa. En la parcela inferior la distribución de la luz fue más homogénea que en las otras dos parcelas. Se observó una zona central de mayor intensidad de luz difusa y luz directa, así como zonas más oscuras en la zona derecha y superior izquierda (Figura 2.3).

3. La vegetación leñosa del sotobosque

La vegetación leñosa del sotobosque mostró diferencias en función de las localidades estudiadas. En la parcela inferior se observó mayor cobertura de especies leñosas que en el resto, siendo la parcela superior la que menos cobertura de leñosas tuvo ($H = 46,3$, $p < 0,0001$) (Figura 2.4). En la parcela superior el 31,5 % de las cuadrículas tuvo presencia de especies leñosas, en la parcela del medio este porcentaje fue del 73,3 %, y en la parcela inferior fue del 74,6 %.

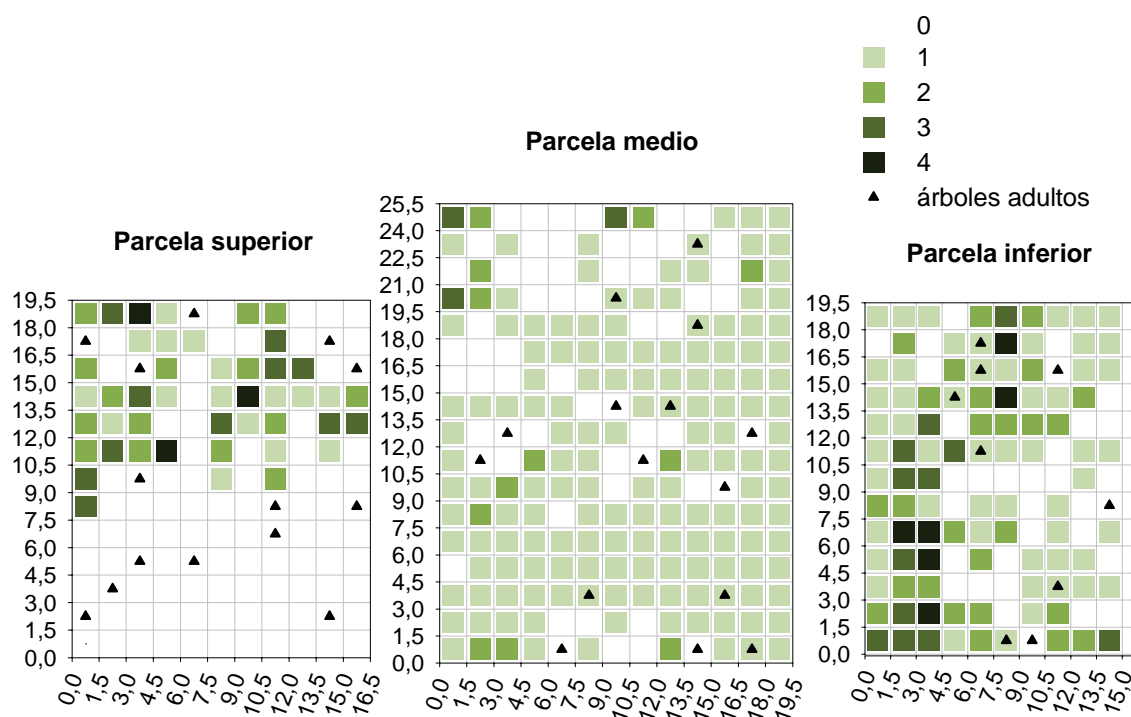


Figura 2.4: Cobertura de especies leñosas en las parcelas experimentales, representadas gráficamente en dos dimensiones. Se presenta la cobertura por clases de 0 a 4 (clase 0: 0 %; clase 1: 1-24 %; clase 2: 25-49 %; clase 3: 50-74 %; clase 4: 75-100 % de cobertura) y la posición de los árboles adultos de pino silvestre. Unidades de la dimensión de las parcelas: metros.

Transecto superior Transecto medio Transecto inferior

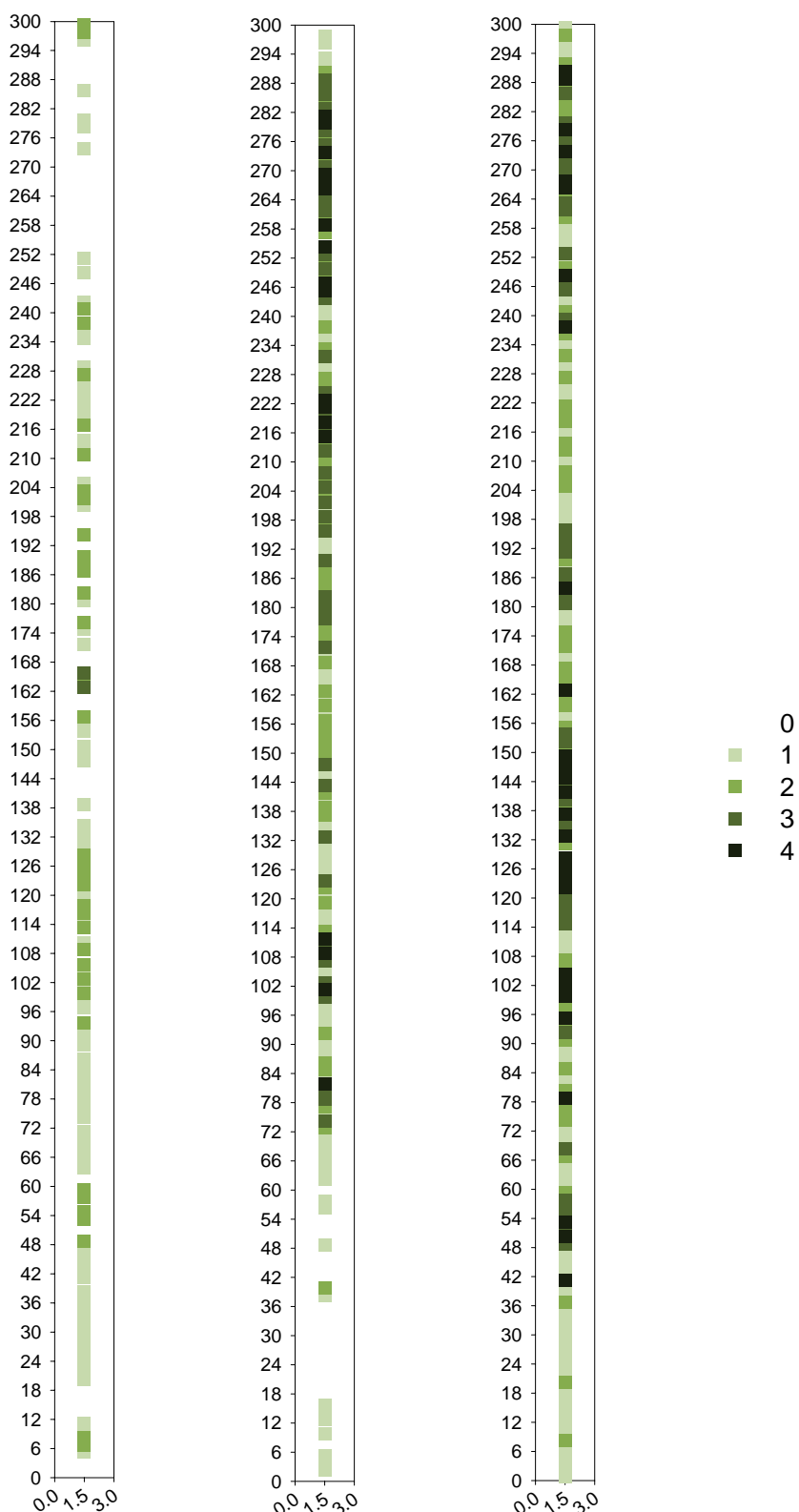


Figura 2.5: Cobertura de especies leñosas en los transectos experimentales, representados en una dimensión. Se presenta la cobertura por clases de 0 a 4 (clase 0: 0 %; clase 1: 1-24 %; clase 2: 25-49 %; clase 3: 50-74 %; clase 4: 75-100 % de cobertura). Unidades dimensiones: metros).

La altura media de la vegetación leñosa fue de 140 ± 70 cm para el conjunto de las parcelas experimentales. Los individuos más altos se encontraron en la parcela superior y los de menor altura en la parcela del medio, existiendo diferencias estadísticamente significativas entre las tres parcelas ($H = 110,8$, $p < 0,0001$). La densidad media de tallos menores de 1 cm fue de $56.149,7 \pm 71.188$ tallos/ha. En las parcelas del medio e inferior se observó la densidad de tallos leñosos más alta, y en la parcela superior la más baja ($H = 15,19$, $p < 0,0005$). El área basal promedio de la vegetación leñosa en las tres parcelas experimentales fue de $8,7 \pm 4,7$ m²/ha, existiendo diferencias significativas entre las tres parcelas ($H = 27,7$, $p < 0,0001$). La vegetación leñosas de la parcela superior fue la que mayor área basal tuvo (Tabla 2.3).

Tabla 2.3: Media y desviación estándar de la riqueza específica, altura máxima, densidad de tallos menores de 1 cm y área basal de las especies leñosas con tallos mayores de 1 cm presentes en las parcelas experimentales. Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas. Test de Kruskal-Wallis (valores no normales), $p < 0,05$. ($n = 37$, 161 y 100 parcela superior, media e inferior respectivamente).

	Parcela superior	Parcela medio	Parcela inferior
Riqueza de especies (nº)	$1,03 \pm 0,2$ a	$1,20 \pm 0,4$ c	$1,8 \pm 0,8$ b
Altura máxima (m)	$2,1 \pm 0,9$ a	$0,7 \pm 0,5$ c	$1,4 \pm 0,8$ b
Densidad tallos (tallos/ha)	$6913,6 \pm 3919,6$ b	$13772,9 \pm 13231,5$ a	$23762,7 \pm 23190,2$ a
Área basal (m ² /ha)	$13,4 \pm 11,9$ a	$4,0 \pm 7,9$ c	$8,6 \pm 13,2$ b

Las especies leñosas presentes en las parcelas experimentales fueron: *Cytisus scoparius*, *Genista florida*, *Juniperus communis* ssp. *nana*, juveniles de *P. sylvestris*, juveniles de *Quercus pyrenaica*, *Rosa pouzinii* y *Rubus ulmifolius*, aunque no todas se encontraron en las tres parcelas. Se observaron diferencias estadísticamente significativas para la riqueza específica, siendo menor en la parcela superior y mayor en la inferior ($H = 40,2$, $p < 0,0001$). En la parcela superior se observaron sólo tres especies: *G. florida*, *R. ulmifolius* y juveniles de pino silvestre, mientras que en la parcela del medio e inferior la riqueza específica fue el doble (seis especies en cada parcela). *G. florida* fue la única especie presente en todas las parcelas, junto con los individuos juveniles de *P. sylvestris*. Por el contrario *J. communis* ssp. *nana* sólo se encontró en la parcela del medio, y el resto de las especies se observaron en dos de las tres parcelas estudiadas. La especie más abundante en la parcela superior e inferior fue *G. florida* y en la parcela de medio fue *C. scoparius* (Tabla 2.4).

Tabla 2.4: Cobertura específica (clases) y presencia por unidades de muestreo de las especies leñosas presentes en las parcelas experimentales. Los números indican la cobertura de cada especie según el muestreo realizado (-: especie ausente; 1: cobertura 1-24 %; 2: 25-49 %; clase 3: 50-74 %; clase 4: 75-100 %).

	Parcela superior		Parcela medio		Parcela inferior	
	cobertura	presencias	cobertura	presencias	cobertura	presencias
<i>Cytisus scoparius</i>	-	-	1	138	2	44
<i>Genista florida</i>	2	45	1	13	2	39
<i>Juniperus communis ssp. nana</i>	-	-	1	4	-	-
<i>Pinus sylvestris</i>	1	7	1	34	1	20
<i>Quercus pyrenaica</i>	-	-	1	3	1	21
<i>Rosa pouzinii</i>	-	-	1	1	2	22
<i>Rubus ulmifolius</i>	1	2	-	-	2	38

La cobertura media de la vegetación leñosa en el conjunto los transectos fue del 35 %, existiendo diferencias significativas entre ellos. En el transecto superior se observó menos cobertura que en los otros dos transectos ($H = 33,1$, $p < 0,0001$). También en este transecto se observó la menor riqueza específica promedio, siendo el transecto del medio el que tuvo mayor riqueza específica ($H = 52,1$, $p < 0,0001$) (Tabla 2.5).

Tabla 2.5: Media y desviación estándar de la cobertura (%) y riqueza de las especies leñosas presentes en los transectos experimentales. Test de Kruskal-Wallis (valores no normales), $p < 0,05$. ($n = 37$, 161 y 100 parcela superior, media e inferior respectivamente). Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas.

	Transecto superior	Transecto medio	Transecto inferior
Cobertura leñosas (%)	24,5 ± 21,3 b	37,8 ± 26,6 a	42,8 ± 30,8 a
Riqueza de especies (nº)	1,3 ± 0,5 c	1,9 ± 0,9 a	1,7 ± 0,8 b

Las especies leñosas presentes en los transectos fueron: *Cistus laurifolius*, *Crataegus monogyna*, *Cytisus scoparius*, *Genista florida*, *Ilex aquifolium*, *Juniperus communis ssp. nana*, juveniles de *Pinus sylvestris*, de *Quercus ilex* y *Quercus pyrenaica*, *Rosa canina*, *Rosa pouzinii* y *Rubus ulmifolius*. Las especies con mayor cobertura en el transecto superior fueron, en primer lugar *P. sylvestris*, seguidas de *R. pouzinii* y *P. aquilinum*. En el transecto del medio *R. canina* seguida de *P. sylvestris*. Y en el transecto inferior *G. florida* seguida de *P. sylvestris*. La especie más abundante en toda la zona de estudio fue *P. sylvestris* en su estado juvenil. El resto de las especies leñosas tuvieron una presencia en los transectos muy inferior al de las especies dominantes, siendo en todos los casos inferior al 5 % de las cuadrículas muestreadas (Tabla 2.6).

Tabla 2.6: Media y desviación estándar de la cobertura (%) y presencia en las unidades de muestreo de las especies leñosas observadas en los transectos experimentales.

	Transecto superior		Transecto medio		Transecto inferior	
	cobertura	presencia	cobertura	presencia	cobertura	presencia
<i>Cistus laurifolius</i>	3 ± 0	1	-	-	-	-
<i>Crataegus monogyna</i>	9 ± 8,5	2	11 ± 12,7	2	6,3 ± 7,5	9
<i>Cytisus scoparius</i>	-	-	-	-	5,3 ± 4,1	31
<i>Genista florida</i>	-	-	11,3 ± 6,7	3	28,4 ± 22,1	7
<i>Ilex aquifolium</i>	-	-	13,6 ± 12,7	8	8,5 ± 4,9	2
<i>Juniperus communis ssp. nana</i>	9,3 ± 6	3	14,3 ± 13,3	17	-	-
<i>Pinus sylvestris</i>	26,7 ± 20,9	89	18,8 ± 16,9	79	22,3 ± 17,3	62
<i>Quercus ilex</i>	1 ± 0	4	-	-	6 ± 0	1
<i>Quercus pyrenaica</i>	1,1 ± 0,4	8	-	-	1,7 ± 1,2	8
<i>Rosa canina</i>	-	-	22,2 ± 20	11	-	-
<i>Rosa pouzinii</i>	15 ± 14,1	2	13,8 ± 14,5	25	15,5 ± 14	27
<i>Rubus ulmifolius</i>	5,2 ± 2,9	10	4,2 ± 4	29	9,5 ± 5,1	28

La riqueza específica máxima en el transecto superior y medio fue de 8 especies y en el inferior de 9 (Tabla 2.6).

A lo largo de los transectos la población de pinos juveniles encontrada fue bastante heterogénea, observándose en el transecto del medio individuos significativamente mayores que en los otros dos transectos ($H = 6,9$, $p = 0,0316$). El área basal de la población juvenil de pino silvestre fue homogénea en todos los transectos, no existiendo diferencias estadísticamente significativas entre transectos ($H = 0,356$, $p = 0,8370$). La cobertura de juveniles de pino silvestre en el transecto superior fue mayor que en los otros dos transectos, siendo el transecto del medio en el que se observó la cobertura más baja ($H = 12,8$, $p = 0,0016$).

El análisis de correlaciones entre la distribución espacial de las especies leñosas del sotobosque mostró claros patrones de asociación y disociación entre especies. En la mayoría de los casos estudiados se mantuvieron los signos de la interacción. Un resultado destacable es la asociación entre la distribución espacial de *R. ulmifolius* y los juveniles de *P. sylvestris*. En el transecto superior *Q. ilex* y *Q. pyrenaica* estuvieron siempre asociados al resto de las especies leñosas. Estas dos especies sólo estuvieron presentes en este transecto superior. Otra correlación destacable que se observó en todos los casos, fue la presencia de una clara asociación entre la distribución espacial de *R. pouzinii* y *R. ulmifolius*, siendo significativa la relación en todos los transectos y parcelas. En el transecto del medio *J. communis ssp. nana* se encontró disociado de los pinos (Tabla 2.7 y 2.8).

Tabla 2.7: Matriz de correlaciones entre los valores del índice de agrupación (V) de las especies leñosas presentes en las parcelas experimentales. JSP: individuos juveniles de pino silvestre, Ruul: *Rubus ulmifolius*, Ropo: *Rosa pouzinii*, Geflo: *Genista florida*, Cysco: *Cystisus scoparius*. El nivel de significación se muestra entre paréntesis. Los valores significativos ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$) se indican en negrita.

		Ruul	Ropo	Geflo	Cysco
Parcela superior	JSP			-0,1579 (0,9500)	
Parcela medio	JSP			0,6069 (<0,0001)	-0,3349 (0,9993)
	Geflo				-0,2800 (0,9920)
Parcela inferior	JSP	0,4090 (0,0046)	0,1898 (0,0944)	0,1248 (0,0848)	0,0462 (0,3506)
	Ruul		0,5133 (<0,0001)	-0,2547 (0,9986)	0,0937 (0,1974)
	Ropo			-0,1511 (0,9481)	0,0901 (0,2031)
	Geflo				-0,1891 (0,9798)

El patrón de distribución de los pinos juveniles mostró asociación con *G. florida*, en la parcela del medio, con *R. ulmifolius* en la inferior y en el transecto del medio, y con *Q. ilex* y *Q. pyrenaica* en el transecto superior. Sin embargo, se detectaron relaciones negativas en la parcela y transecto del medio con *C. scoparius* y *J. communis* respectivamente. El resto de las relaciones no fueron significativas. Para *C. scoparius* se observó una relación negativa con el patrón de distribución de los juveniles de pino silvestre y *G. florida* en las parcelas, pero este comportamiento no fue evidente en los transectos. En el transecto inferior se encontró una asociación positiva entre los patrones espacial de *C. monogyna* y de *R. ulmifolius* (Tabla 2.8).

Tabla 2.8: Matriz de correlaciones entre los valores del índice de agrupación (V) de las especies leñosas presentes en los transectos experimentales. JSP: individuos juveniles de pino silvestre, Quepy: *Quercus pyrenaica*, Queil: *Quercus ilex*, Juco: *Juniperus communis* spp. *nana*, Roca: *Rosa canina*, Ropo: *Rosa pouzinii*, Cramo: *Crataegus monogyna*. El nivel de significación se muestra entre paréntesis. Los valores significativos ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$) se indican en negrita.

		Ruul	Quepy	Queil	Ileaq	Juco	Roca	Ropo	Cramo	Geflo	Cysco
Transecto superior	JSP	0,0738 (0,3613)	0,6300 (<0,0001)	0,5689 (<0,0001)							
	Ruul		0,2836 (0,0017)	0,4766 (<0,0001)							
	Quepy			0,6495 (<0,0001)							
Transecto medio	JSP	0,2344 (0,0020)			0,1588 (0,1559)	-0,4622 (0,9977)	-0,4531 (0,9138)	-0,3576 (0,0538)			
	Ruul				0,8559 (<0,0001)	0,3290 (0,0340)	0,5255 (<0,0001)	0,5093 (<0,0001)			
	Ileaq					0,3879 (0,0395)	0,6341 (0,0002)	0,4590 (0,0055)			
	Juco						0,7398 (0,0003)	-0,1028 (0,7571)			
	Roca							0,0694 (0,40556)			
Transecto inferior	JSP	0,0542 (0,3485)	0,1096 (0,3226)					-0,0289 (0,5561)	0,004 (0,4995)	0,3659 (0,0540)	0,0724 (0,3618)
	Ruul		-0,4093 (0,9928)					0,5374 (<0,0001)	0,4438 (0,0038)	-0,0289 (0,5561)	-0,4232 (0,9963)
	Quepy							-0,6334 (0,9984)	-0,6003 (0,9651)	0,2424 (0,2643)	0,6695 (0,0065)
	Ropo								0,5568 (0,0081)	-0,1348 (0,7080)	-0,6016 (0,9992)
	Cramo									-0,1148 (0,6153)	-0,6240 (0,9871)
	Geflo										0,1822 (0,2987)

La presencia de individuos juveniles de pino silvestre acompañados de otras leñosas se observó en la mayoría de las unidades de muestreo. El número de cuadrículas con pino silvestre acompañado de otras leñosas fue siempre mayor que el de las cuadrículas con juveniles sin leñosas, salvo en el transecto superior. En este caso la tendencia fue la inversa y se observaron más cuadrículas de juveniles solos, que con otras leñosas. Sin embargo, este transecto fue el único caso en el que se observaron diferencias significativas para la radiación solar del sotobosque entre zonas con y sin pino silvestre, siendo las zonas con juveniles más luminosas (Figura 2.6).

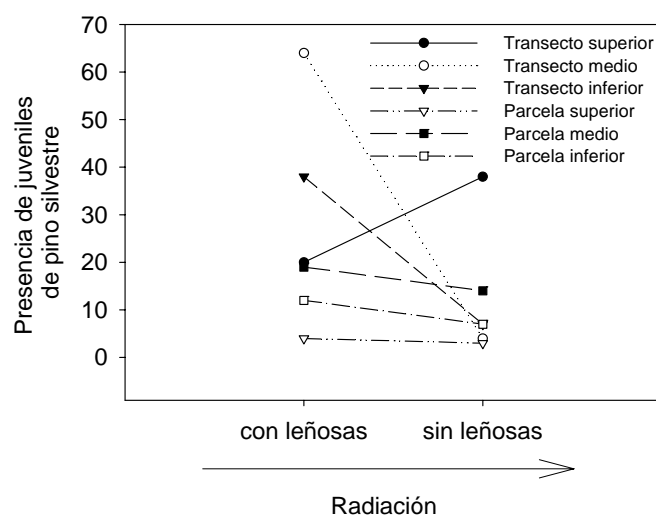


Figura 2.6: Presencias de individuos juveniles de pino silvestre en cuadrículas con y sin otras especies leñosas.

4. Relación entre el ambiente lumínico y la vegetación leñosa

Las unidades de muestreo con presencia de leñosas mostraron diferentes ambientes lumínicos en función de las parcelas o transectos observados. En el transecto y parcela del medio no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para la radiación solar recibida en el sotobosque en zonas con y sin vegetación leñosa. Estas dos localidades fueron las que menos radiación solar recibieron de todos los casos estudiados. Por el contrario en el transecto y parcela superior sí se encontraron diferencias significativas entre las zonas con y sin vegetación leñosa, para la luz directa y la difusa y para GSF. La radiación solar fue mayor en las zonas sin vegetación leñosa en ambos casos (Tabla 2.9).

En el transecto inferior se encontró la misma pauta que en el transecto y parcela del medio, ya que no existieron diferencias significativas entre las unidades de muestreo con y sin presencia de vegetación leñosa (Tabla 2.9).

Tabla 2.9: Media y desviación estándar de ISF, DSF y GSF para las cuadrículas con y sin cobertura de leñosas en los transectos y parcelas experimentales. ANOVA de una vía, $p < 0,05$, $n = 119$ y 24 (* Test de Kruskal-Wallis, para las variables no normales). Las letras distintas significan diferencias estadísticamente significativas.

		Con leñosas		Sin leñosas		test	g.l.	p
Parcela superior	ISF *	0,38 ± 0,05	a	0,41 ± 0,05	b	4,81	1	0,0283
	DSF *	0,40 ± 0,07	a	0,43 ± 0,08	b	5,36	1	0,0206
	GSF *	0,40 ± 0,07	a	0,43 ± 0,07	b	5,57	1	0,0182
Parcela medio	ISF	0,36 ± 0,03	a	0,36 ± 0,03	a	0,575	1	0,4493
	DSF	0,35 ± 0,04	a	0,36 ± 0,04	a	0,348	1	0,0635
	GSF	0,35 ± 0,04	a	0,36 ± 0,04	a	3,31	1	0,0701
Parcela inferior	ISF	0,44 ± 0,04	a	0,43 ± 0,04	a	1,60	1	0,2079
	DSF	0,44 ± 0,06	a	0,41 ± 0,06	b	4,04	1	0,0465
	GSF	0,44 ± 0,06	a	0,41 ± 0,06	b	3,99	1	0,0479
Transecto superior	ISF *	0,39 ± 0,11	a	0,43 ± 0,13	b	7,82	1	0,0052
	DSF *	0,33 ± 0,13	a	0,42 ± 0,16	b	21,5	1	<0,0001
	GSF *	0,34 ± 0,13	a	0,42 ± 0,16	b	20,4	1	<0,0001
Transecto medio	ISF	0,37 ± 0,05	a	0,37 ± 0,05	a	0,333	1	0,5646
	DSF	0,29 ± 0,06	a	0,30 ± 0,08	a	0,731	1	0,3927
	GSF	0,30 ± 0,05	a	0,31 ± 0,07	a	0,695	1	0,4046
Transecto inferior	ISF	0,37 ± 0,05	a	0,38 ± 0,05	a	2,28	1	0,1324
	DSF	0,31 ± 0,06	a	0,32 ± 0,06	a	2,6	1	0,1083
	GSF	0,32 ± 0,06	a	0,33 ± 0,06	a	2,7	1	0,1022

En la parcela inferior sí se observaron diferencias significativas entre los dos ambientes, con y sin vegetación leñosa, para la luz directa y GSF, pero no para la luz difusa, siendo los valores de luz directa y GSF mayores en las unidades de muestreo con presencia de vegetación leñosa (Tabla 2.9).

Tabla 2.10: Media y desviación estándar de la luz difusa, luz directa y GSF en las cuadrículas con y sin cobertura de pinos juveniles en los transectos y parcelas experimentales. ANOVA de una vía, $p < 0,05$, (* Test de Kruskal-Wallis para variables no normales). Las letras distintas significan diferencias estadísticamente significativas.

		Con pinos juveniles		Sin pinos juveniles		test	g.l.	p
Parcela superior	ISF *	0,37 ± 0,05	a	0,39 ± 0,05	a	1,03	1	0,3100
	DSF *	0,38 ± 0,06	a	0,40 ± 0,07	a	0,60	1	0,4374
	GSF *	0,38 ± 0,06	a	0,40 ± 0,07	a	0,79	1	0,3716
Parcela medio	ISF	0,43 ± 0,04	a	0,43 ± 0,03	a	16,29	1	0,0001
	DSF	0,43 ± 0,06	a	0,44 ± 0,05	a	0,01	1	0,9517
	GSF	0,43 ± 0,06	a	0,44 ± 0,05	a	0,24	1	0,6249
Parcela inferior	ISF	0,36 ± 0,03	a	0,38 ± 0,03	a	0,01	1	0,9960
	DSF	0,36 ± 0,04	a	0,36 ± 0,03	a	0,66	1	0,4175
	GSF	0,36 ± 0,04	a	0,36 ± 0,03	a	0,59	1	0,4458
Transecto superior	ISF	0,43 ± 0,13	a	0,39 ± 0,10	b	7,67	1	0,0061
	DSF	0,42 ± 0,16	a	0,33 ± 0,13	b	18,44	1	< 0,0001
	GSF	0,42 ± 0,16	a	0,34 ± 0,13	b	17,35	1	< 0,0001
Transecto medio	ISF	0,37 ± 0,05	a	0,36 ± 0,04	a	0,33	1	0,5646
	DSF	0,30 ± 0,08	a	0,28 ± 0,06	a	1,47	1	0,2269
	GSF	0,31 ± 0,07	a	0,30 ± 0,05	a	1,48	1	0,2255
Transecto inferior	ISF	0,38 ± 0,05	a	0,37 ± 0,04	a	2,28	1	0,1324
	DSF	0,36 ± 0,06	a	0,31 ± 0,06	a	2,60	1	0,1083
	GSF	0,36 ± 0,06	a	0,32 ± 0,06	a	2,70	1	0,1022

En el caso de la presencia o ausencia de juveniles de pino silvestre, la mayor parte de las unidades de muestreo no mostraron diferencias significativas para el ambiente lumínico. En las parcelas y transectos del medio e inferiores no existieron diferencias para la radiación lumínica recibida en aquellas zonas con y sin juveniles de pino silvestre (Tabla 2.10).

Tabla 2.11 Correlaciones entre las variables de luz y las variables estructurales de las especies leñosas presentes en las parcelas y transectos experimentales. Coeficiente de correlación de Spearman (variables no normales), el código de asteriscos indica: *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$, sin asterisco $p > 0,05$.

		Especies leñosas				
		Altura	Riqueza	Densidad tallos	Área basal	Cobertura
Parcela superior	VisSky	0,17	0,08	0,06	0,06	-0,14
	ISF	0,17	0,08	0,07	0,08	-0,11
	DSF	0,11	0,07	0,14	-0,08	-0,22 ***
	GSF	0,11	0,12	0,17	-0,04	-0,22 ***
	Nº destellos	0,25	0,01	0,04	0,28	0,19 *
	Duración	-0,18	0,02	-0,11	-0,28	-0,10
Parcela medio	VisSky	0,11	0,15	0,07	0,08	-0,00
	ISF	0,16 *	0,19 *	0,06	0,15	-0,01
	DSF	0,18 *	0,11	0,08	0,03	-0,05
	GSF	0,18 *	0,12	0,07	0,05	-0,04
	Nº destellos	-0,03	-0,03	-0,11	0,01	0,06
	Duración	-0,06	0,05	0,03	-0,08	-0,04
Parcela inferior	VisSky	-0,33 ***	0,18	0,35 ***	-0,20	0,22 *
	ISF	-0,25 **	0,17	0,27 **	-0,19	0,22 *
	DSF	-0,13	0,27 **	0,46 ***	-0,01	0,34 ***
	GSF	-0,15	0,27 **	0,45 ***	-0,02	0,34 ***
	Nº destellos	-0,10	-0,16	-0,12	-0,19	-0,22 *
	Duración	-0,03	0,30 **	0,29 **	0,20	0,28 ***
Transecto superior	VisSky	-	-0,23 ***	-	-	-0,35 ***
	ISF	-	-0,14	-	-	-0,20 ***
	DSF	-	-0,21 ***	-	-	-0,31 ***
	GSF	-	-0,21 ***	-	-	-0,31 ***
	Nº destellos	-	-0,16 *	-	-	-0,18 *
	Duración	-	-0,07	-	-	-0,09
Transecto medio	VisSky	-	-0,25 ***	-	-	-0,37 ***
	ISF	-	0,09	-	-	0,03
	DSF	-	-0,04	-	-	-0,04
	GSF	-	-0,02	-	-	-0,03
	Nº destellos	-	0,05	-	-	-0,08
	Duración	-	-0,16 *	-	-	-0,08
Transecto inferior	VisSky	-	-0,31 ***	-	-	-0,38 ***
	ISF	-	-0,22 ***	-	-	-0,35 ***
	DSF	-	-0,17 *	-	-	-0,34 ***
	GSF	-	-0,18 ***	-	-	-0,35 ***
	Nº destellos	-	-0,11	-	-	-0,04
	Duración	-	-0,06	-	-	-0,15 *

Tan sólo en el transecto superior, el más luminoso, se observó una mayor radiación, luz directa, luz difusa y GSF en aquellas unidades de muestreo con presencia de pinos juveniles (Tabla 2.10)

La relación entre las variables estructurales de la vegetación leñosa y la radiación solar recibida en el sotobosque fue significativa sólo en la parcela inferior. En esta parcela se observó una relación positiva entre la densidad de tallos y la luz del sotobosque. El área basal de la vegetación no se relacionó en ningún caso con el ambiente lumínico. La riqueza y cobertura de especies se correlacionaron positivamente con la duración de los destellos de sol y la luz en la parcela inferior. En las otras parcelas las correlaciones con la luz fueron negativas y sólo se observaron para la cobertura en la parcela superior. En los transectos las relaciones entre la cobertura y riqueza de especies y el ambiente lumínico fueron siempre negativas, menos en el transecto del medio donde no fueron significativas (Tabla 2.11).

5. Relaciones espacialmente explícitas entre el ambiente lumínico y la vegetación leñosa

Los análisis con el programa SADIE detectaron patrones espaciales no aleatorios para la mayoría de las variables en las parcelas y transectos experimentales. Los índices I_a , V_i y V_j , obtenidos para la cobertura de juveniles de pino silvestre y el resto de las especies leñosas, fueron siempre superiores a 1,2 lo que sugiere la presencia de un patrón de distribución agregado. Las variables de luz también presentaron un patrón espacial agregado, con índices I_a , V_i y V_j superiores a 2, lo que indica una fuerte agregación. Los valores de V_i y V_j obtenidos para todas las variables indicaron la presencia de manchas y claros en las zonas estudiadas (Tabla 2.12).

Las variables lumínicas y la cobertura, tanto de juveniles de pino silvestre como del resto de especies leñosas, presentaron una distribución agregada en todas las parcelas y transectos. En la parcela y transecto del medio las variables estuvieron fuertemente agregadas (Tabla 2.12).

Los mapas de V (índice de agrupación) de las parcelas revelaron complejos patrones espaciales de las variables en manchas y claros (Figuras 2.7 y 2.8). En la parcela superior la luz presentó una estructura espacial fuertemente agregada, con un claro en la zona superior derecha. La luz en la parcela del medio mostró una zona con manchas en la parte superior de la misma, y en el centro un claro coincidente con la zona de agregación de los juveniles de pino silvestre. En la parcela inferior la luz mostró dos zonas de manchas en los extremos superior izquierdo e inferior derecho de la misma. Estas manchas fueron más evidentes para la luz difusa y la luz directa. La zona del claro del lateral derecho coincidió con un claro de cobertura de leñosas.

Tabla 2.12: Resumen del análisis del SADIE para la cobertura de los pinos juveniles y del resto de las especies leñosas, y para las variables de luz (ISF, DSF y GSF) evaluadas en las parcelas y transectos experimentales. Los datos representan I_a : índice de agregación, V_i : media del índice de agrupación para las manchas y V_j : media del índice de agrupación para los claros. El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestra entre paréntesis, los valores significativos se indican en negrita ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$).

			I_a	V_i	V_j
Pinos juveniles	Parcela	Sup.	1,50 (0,009)	1,52 (0,006)	-1,52 (0,009)
		Med.	2,09 (<0,001)	2,07 (<0,001)	-2,09 (<0,001)
		Inf.	1,65 (<0,001)	1,65 (<0,001)	-1,66 (<0,001)
	Transecto	Sup.	3,48 (<0,001)	2,64 (0,05)	-3,99 (<0,001)
		Med.	5,01 (<0,001)	4,04 (<0,001)	-5,19 (<0,001)
		Inf.	1,62 (0,09)	1,28 (0,202)	-1,60 (0,09)
Otras leñosas	Parcela	Sup.	2,64 (<0,001)	2,61 (<0,001)	-2,65 (<0,001)
		Med.	1,63 (0,003)	1,89 (0,003)	-1,61 (<0,001)
		Inf.	2,04 (<0,001)	2,07 (<0,001)	-1,91 (<0,001)
	Transecto	Sup.	4,90 (<0,001)	4,04 (<0,001)	-5,07 (<0,001)
		Med.	5,09 (<0,001)	5,40 (<0,001)	-5,49 (<0,001)
		Inf.	3,63 (<0,001)	3,62 (<0,001)	-4,01 (<0,001)
ISF	Parcela	Sup.	2,71 (<0,001)	2,46 (<0,001)	-2,67 (<0,001)
		Med.	2,95 (<0,001)	2,59 (<0,001)	-2,55 (<0,001)
		Inf.	2,04 (<0,001)	2,06 (<0,001)	-1,90 (<0,001)
	Transecto	Sup.	5,71 (<0,001)	5,84 (<0,001)	-4,55 (<0,001)
		Med.	4,89 (<0,001)	4,66 (<0,001)	-4,79 (<0,001)
		Inf.	5,40 (<0,001)	5,81 (<0,001)	-3,96 (<0,001)
DSF	Parcela	Sup.	3,55 (<0,001)	3,13 (<0,001)	-3,36 (<0,001)
		Med.	2,90 (<0,001)	2,61 (<0,001)	-2,73 (<0,001)
		Inf.	2,89 (<0,001)	2,70 (<0,001)	-2,56 (<0,001)
	Transecto	Sup.	5,32 (<0,001)	5,17 (<0,001)	-4,04 (<0,001)
		Med.	3,89 (<0,001)	2,89 (0,002)	-3,92 (<0,001)
		Inf.	4,36 (<0,001)	5,25 (<0,001)	-3,71 (<0,001)
GSF	Parcela	Sup.	3,54 (<0,001)	3,02 (<0,001)	-3,37 (<0,001)
		Med.	2,93 (<0,001)	2,59 (<0,001)	-2,84 (<0,001)
		Inf.	2,79 (<0,001)	2,53 (<0,001)	-2,45 (<0,001)
	Transecto	Sup.	5,23 (<0,001)	5,35 (<0,001)	-4,06 (<0,001)
		Med.	4,08 (<0,001)	3,39 (<0,001)	-4,29 (<0,001)
		Inf.	4,53 (<0,001)	5,68 (<0,001)	-3,58 (<0,001)

La cobertura de leñosas mostró una distribución fuertemente agregada con diferentes zonas de manchas. En la parcela superior las leñosas mostraron una zona de manchas en la parte superior, coincidente con manchas de menor tamaño de cobertura de juveniles de pino silvestre. En la parcela del medio las manchas se distribuyeron hacia la parte inferior derecha de la parcela. En la parcela inferior las leñosas mostraron una zona de manchas en la zona inferior y en el lateral izquierdo.

Los individuos juveniles de pino silvestre también estuvieron agregados en manchas y claros. En la parcela superior las manchas se localizaron en la parte superior de la parcela, y en la parcela del medio e inferior, las manchas se concentraron mayoritariamente en el lateral izquierdo (Figura 2.8).

El patrón espacial de las leñosas mostró cierta similitud con el patrón espacial de los juveniles de pino silvestre, aunque en la parcela del medio los pinos estuvieron más agrupados que el resto de las leñosas (Figura 2.8).

Los mapas obtenidos para todas las parcelas no mostraron similitud en la distribución espacial de las variables en manchas y claros, entre parcelas. Sin embargo, en la mayoría de los casos se mantuvieron las relaciones entre el ambiente lumínico y la cobertura de la vegetación leñosa del sotobosque.

En la mayoría de las parcelas y transectos estudiados existió una clara disociación entre la distribución espacial de la luz directa, difusa y GSF, y el patrón espacial de las leñosas y los juveniles de pino silvestre. Por el contrario, sólo en la parcela inferior se observó una relación positiva entre el patrón espacial de las leñosas y de los juveniles de pino silvestre con el ambiente lumínico (Tabla 2.13).

Tabla 2.13: Matriz de correlaciones entre los valores del índice de agrupación (V) de los pinos juveniles y otras leñosas, y las variables de luz (ISF, DSF y GSF). El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestra entre paréntesis. Los valores significativos ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$) se indican en negrita.

		ISF	DSF	GSF
Parcela superior	Otras leñosas	-0,4024 (> 0,9999)	-0,4285 (> 0,9999)	-0,4165 (> 0,9999)
	Pinos juveniles	-0,4030 (0,9998)	-0,4853 (0,9941)	-0,4983 (0,9965)
Parcela medio	Otras leñosas	-0,2502 (0,9890)	-0,2043 (0,9846)	-0,1608 (0,9480)
	Pinos juveniles	0,3059 (0,0184)	-0,0847 (0,7470)	-0,0180 (0,5500)
Parcela inferior	Otras leñosas	0,2858 (0,0008)	0,3712 (0,0005)	0,4230 (0,0001)
	Pinos juveniles	0,2450 (0,0131)	0,3804 (0,0047)	0,3860 (0,0050)
Transecto superior	Otras leñosas	-0,0792 (0,6069)	-0,0114 (0,0518)	-0,0570 (0,0576)
	Pinos juveniles	-0,6719 (> 0,9999)	-0,6928 (> 0,9999)	-0,6937 (> 0,9999)
Transecto medio	Otras leñosas	-0,3127 (> 0,9999)	-0,550 (0,7576)	-0,1071 (0,8814)
	Pinos juveniles	-0,3680 (> 0,9999)	-0,1184 (0,8160)	-0,1627 (0,8674)
Transecto inferior	Otras leñosas	-0,5220 (0,9997)	-0,5588 (> 0,9999)	-0,5661 (> 0,9999)
	Pinos juveniles	0,0127 (0,4751)	-0,0104 (0,5181)	-0,0001 (0,4959)

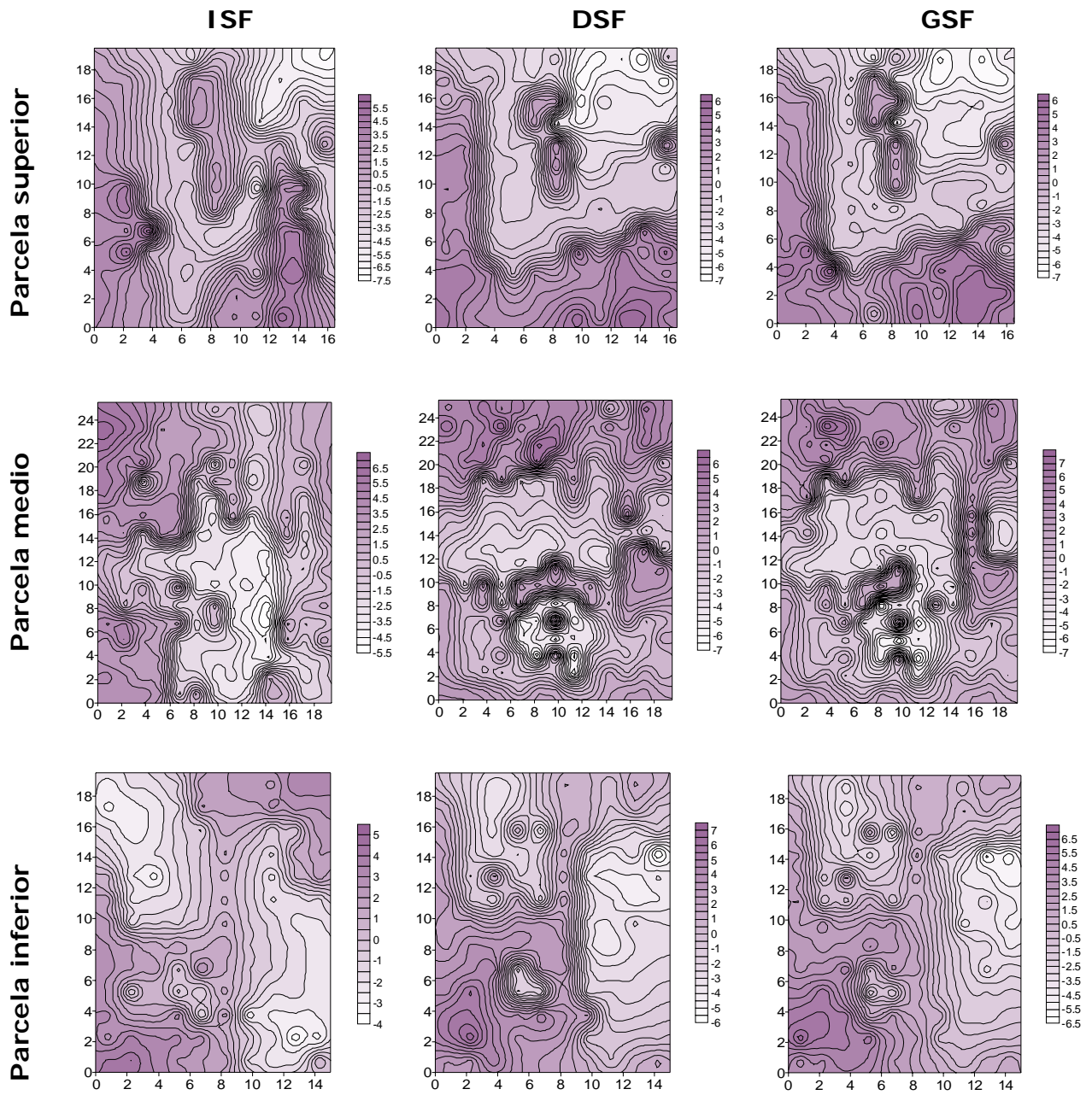


Figura 2.7: Mapas del índice de agrupación (V) para las variables de luz de las parcelas experimentales.

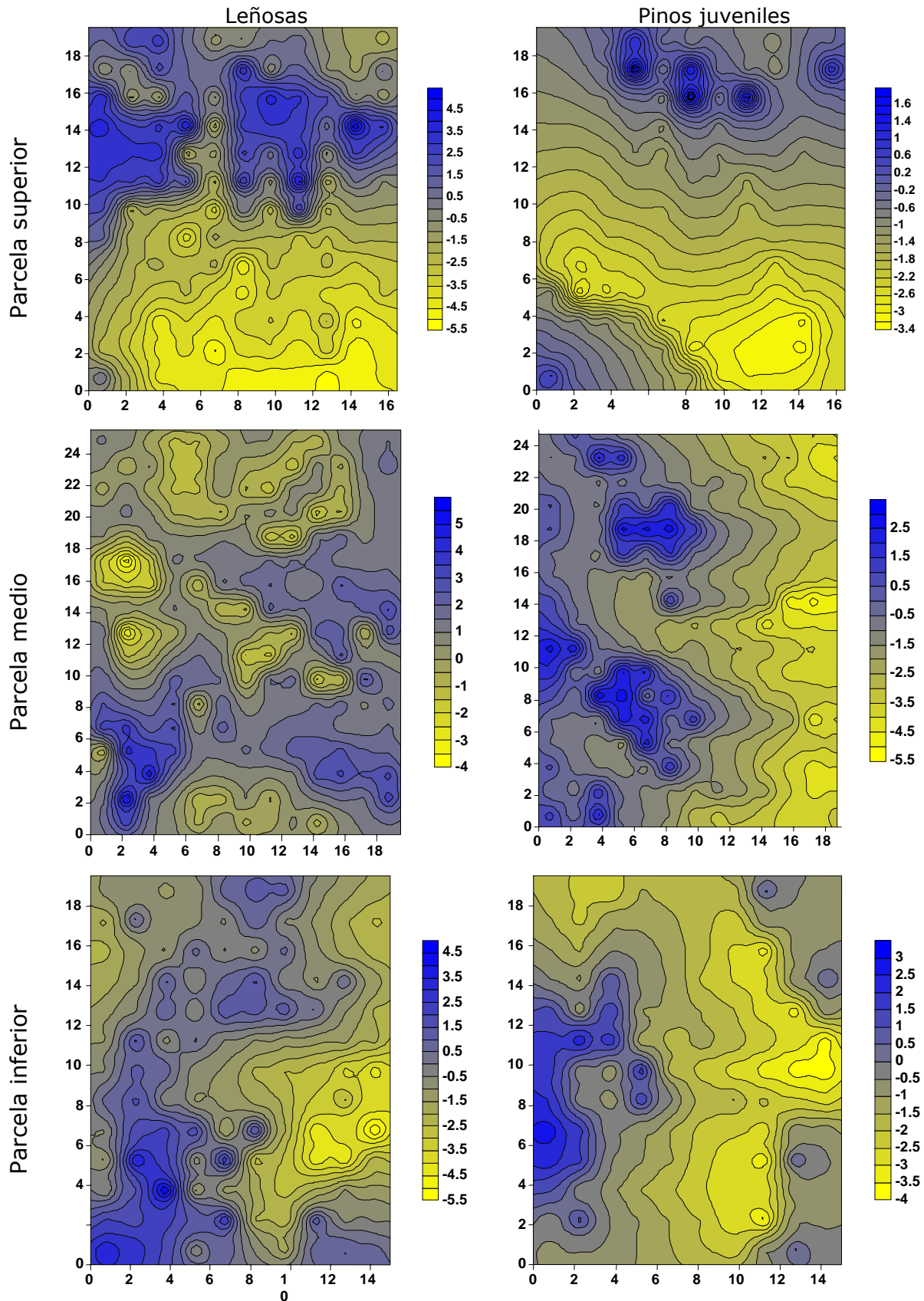


Figura 2.8: Mapas del índice de agrupación (V) para la cobertura de leñosas y de pinos juveniles en las parcelas experimentales.

El análisis de correlaciones entre la cobertura específica de cada una de las especies leñosas evaluadas y el patrón espacial de las variables lumínicas mostraron complejas relaciones. Las correlaciones obtenidas exhibieron cambios en función de las parcelas y transectos estudiados. En la parcela del medio se encontró una asociación positiva entre *G. florida* y la luz difusa, que no fue evidente para el resto de los casos. En la parcela inferior se observó una disociación entre la distribución de esta especie y la luz directa y GSF, y en el resto de los casos las relaciones no fueron significativas. Esta variabilidad también se observó para el patrón de distribución de *R. ulmifolius*. En la parcela y transecto del medio se detectó una asociación positiva entre su patrón espacial de distribución y las variables lumínicas, y por el contrario en el transecto inferior esta relación fue negativa, estando disociados. En el resto de los casos donde estuvo presente esta especie las relaciones no fueron significativas. Los patrones de distribución de *I. aquifolium* y *R. pouzinii* estuvieron asociados con el patrón de distribución de la luz, salvo en el transecto inferior, donde *R. pouzinii* estuvo claramente disociada. En el transecto superior se detectó una clara disociación entre los patrones de *Q. ilex* y *Q. pyrenaica* y los patrones espaciales de la luz (Tabla 2.14)

Tabla 2.14: Matriz de correlaciones entre los valores del índice de agrupación (*V*) de las especies leñosas y las variables de luz (ISF, DSF y GSF) presentes en las parcelas y transectos experimentales. Ruul: *Rubus ulmifolius*, Quepy: *Quercus pyrenaica*, Queil: *Quercus ilex*, Ilea: *Ilex aquifolium*, Juco: *Juniperus communis* spp. *nana*, Roca: *Rosa canina*, Ropo: *Rosa pouzinii*, Cramo: *Crataegus monogyna*, Geflo: *Genista florida*, Cysco: *Cystisus scoparius*. El nivel de significación se muestra entre paréntesis. Los valores significativos ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$) se indican en negrita.

		ISF	DSF	GSF
Parcela superior	Geflo	0,0710 (0,2367)	-0,00052 (0,5511)	0,0753 (0,2035)
Parcela medio	Geflo	0,3893 (0,0099)	0,0304 (0,4160)	0,0506 (0,3630)
	Cysco	-0,3728 (0,9987)	-0,3116 (0,9964)	-0,2808 (0,9920)
Parcela inferior	Ruul	0,2063 (0,0182)	0,4938 (< 0,0001)	0,4950 (< 0,0001)
	Ropo	0,0589 (0,2938)	0,3311 (0,0027)	0,3230 (0,0042)
	Geflo	-0,1736 (0,9645)	-0,1866 (0,9832)	-0,2224 (0,9941)
	Cysco	0,1948 (0,0349)	0,1898 (0,0450)	0,1503 (0,0929)
Transecto superior	Ruul	-0,2696 (0,7821)	-0,2304 (0,7395)	-0,2585 (0,7642)
	Quepy	-0,7354 (> 0,9999)	-0,7671 (> 0,9999)	-0,7586 (> 0,9999)
	Queil	-0,7796 (> 0,9999)	-0,6745 (> 0,9999)	-0,7252 (> 0,9999)
Transecto medio	Ruul	-	0,4510 (0,0002)	0,4591 (< 0,0001)
	Juco	0,4588 (< 0,0001)	0,4956 (< 0,0001)	0,4898 (> 0,0002)
	Ropo	-0,1332 (0,8965)	0,1500 (0,1474)	0,1497 (0,1494)
	Roca	0,4769 (0,0001)	0,5421 (0,0022)	-0,5540 (0,0018)
	Ilea	0,2558 (0,0454)	0,5367 (0,0002)	0,4839 (0,0001)
Transecto inferior	Ruul	-0,3789 (0,9891)	-0,3935 (0,9931)	-0,3934 (0,9937)
	Queoy	0,3767 (0,1231)	0,2904 (0,1800)	0,3010 (0,1770)
	Ropo	-0,4459 (0,9844)	-0,4238 (0,9808)	-0,4371 (0,9856)
	Cramo	-0,3209 (0,8424)	-0,2988 (0,8307)	-0,310 (0,8397)
	Geflo	0,3015 (0,1800)	0,2610 (0,2052)	0,2763 (0,1928)
	Cysco	0,4562 (0,0471)	0,3426 (0,1026)	0,3606 (0,0942)

IV. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran en general una baja correlación entre las variables estructurales de la vegetación leñosa y el ambiente lumínico. Cabe destacar la relación positiva entre la luz directa (DSF) y GSF, y la densidad de tallos en la parcela inferior. Esta parcela fue la más luminosa, lo que sugiere que con más radiación lumínica se favorece la presencia de plantas juveniles. Además la relación negativa observada entre la luz y la altura de la vegetación leñosa en esta parcela, apoya de nuevo la idea de una mayor presencia de plantas pequeñas, o lo que podría ser un "banco de juveniles", al incrementar la luz. Sin embargo, el hecho de no encontrar estas relaciones en el resto de los casos estudiados, donde la luz incidente fue menor, pone de manifiesto la existencia de una relación no lineal entre la vegetación y la disponibilidad de luz, con una respuesta de tipo umbral por debajo del cual las relaciones se atenúan o desaparecen. Esto supone una dificultad a la hora de predecir ciertas variables estructurales como el área basal, la densidad de tallos, o la altura de la vegetación a partir de la radiación lumínica incidente en el sotobosque ya indicada por otros autores (Bellow y Fair 2003, Valladares y Guzmán 2006) y que parece ser más importante en ambientes poco luminosos.

También en la parcela inferior, de mayor luminosidad, se observó una relación positiva entre la cobertura y riqueza específica con la luz. Sin embargo, esta última relación pudo ser causada no sólo por el ambiente lumínico sino por la altitud, ya que las parcelas superiores presentan temperaturas más frías, que podrían afectar negativamente al desarrollo de la vegetación. Este hecho lo confirman también los resultados obtenidos a partir de los patrones espaciales. En muchos bosques la abundancia y riqueza de especies del sotobosque está íntimamente relacionada con cambios en la cubierta del dosel (North *et al.* 2005). La variabilidad de hábitat y micro ambientes con diferentes condiciones de luz, humedad y sustrato, influyen de manera importante en las especies del sotobosque (Gray *et al.* 2002). La covariación de las variables ambientales hace en general difícil identificar gradientes individuales que influyan en la composición vegetal. Pausas y Austin (2001) encontraron que generalmente la riqueza de especies tiende a aumentar con la temperatura, la disponibilidad de agua y la heterogeneidad ambiental, y decrece con un enriquecimiento de los nutrientes. Observaron que la riqueza de especies raramente responde de forma lineal a cambios en los gradientes, porque las interacciones entre estos parámetros frecuentemente dan lugar a limitación por recursos (North *et al.* 2005). Otros trabajos confirman el aumento de la riqueza de especies al aumentar la intensidad de luz (Hoffman *et al.* 1994), pero en nuestro caso esto sólo se pudo observar allí donde la intensidad de luz fue relativamente alta. En nuestro caso el umbral parece situarse en torno al 40%, por encima del cual la cobertura y riqueza específica tendió a aumentar mientras que por debajo estas variables se correlacionaron negativamente con la luz o hubo ausencia de respuestas (Gray *et al.* 2002).

Las especies leñosas presentes en el sotobosque presentaron una distribución agregada, típica de los hábitats naturales (Lengendre y Fortín 1989). En la naturaleza rara vez se encuentran distribuciones regulares o aleatorias ya que los ambientes naturales tienden a ser altamente heterogéneos y agregados en el espacio y en el tiempo (Maestre 2002). A esta agregación contribuye que el patrón espacial de la vegetación esté influido por numerosos procesos que interactúan simultáneamente.

Contrariamente a lo esperado no se encontró una clara asociación positiva entre los patrones de distribución espacial de la vegetación leñosa, y en particular del pino silvestre, y la radiación solar recibida en el sotobosque. Por el contrario se apreció una clara disociación espacial entre estas variables en todos los transectos y en todas las parcelas, menos en la inferior. Sólo en esta parcela se observó una asociación positiva entre el patrón espacial de los pinos juveniles y la radiación solar (Liira y Zobel 2000).

La causa de las disociaciones encontradas en los transectos y algunas parcelas podría ser consecuencia también de otros factores ambientales no estudiados en este capítulo, como la topográfica, las características edáficas, la humedad del suelo o la gestión del monte. En el caso de la gestión se podría decir que afectaría principalmente a los transectos, ya que estos no están vallados y sufren las consecuencias de las actividades selvícolas que se desarrollan en el monte. Las actividades de limpieza del monte, por ejemplo, contribuyen a difuminar las relaciones naturales entre la luz y el patrón espacial de la vegetación (Montes *et al.* 2005).

En este pinar se ha observado que no sólo el ambiente lumínico está interactuando con el patrón espacial de la vegetación, ya que otros factores como por ejemplo la altitud condicionan significativamente su distribución (Kouki y Hokkanen 1992, Martínez-Alonso *et al.* 2003). Además en las experiencias realizadas no se ha evaluado directamente el efecto de la herbivoría en la cobertura de las especies leñosas, pero es interesante apuntar las diferencias encontradas entre parcelas (valladas) y transectos (no vallados) (Castro *et al.* 2004).

Nuestros resultados muestran que existieron pocas diferencias significativas para el ambiente lumínico entre las unidades de muestreo con y sin presencia de especies leñosas. Las diferencias fueron significativas sólo en la parcela y transecto superiores, donde la radiación solar fue menos intensa en las zonas con leñosas. Así, mientras en las zonas bajas la radiación favoreció la vegetación leñosa del sotobosque, en zonas altas se observó lo contrario. En estas zonas altas, la disminución del dosel forestal podría limitar el desarrollo vegetal al disminuir la protección frente a heladas (Ball *et al.* 1991, Valladares *et al.* 2005). Por otro lado, la escasez de precipitaciones y los periodos de sequía son las principales causas de estrés para el desarrollo de las plantas leñosas en ambiente mediterráneo, por tanto la proximidad a ejemplares leñosos de mayor porte puede hacer que mejoren las condiciones ambientales y se facilite el desarrollo de los juveniles. Diversos trabajos muestran el efecto positivo de las especies pioneras sobre la supervivencia de plantas y el crecimiento de especies arbóreas, en ambientes mediterráneos de montaña (Castro *et al.* 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2004), ambientes

semiáridos (Gasque y García-Fayos 2004, Maestre 2003), o sistemas de la meseta norte de la Península Ibérica (García y Obeso 2003).

Algunos autores (Battaglia *et al.* 2000, Marañón 2004, Schupp 1995) han encontrado que es frecuente que existan respuestas diferentes ante un mismo factor en función del estado de regeneración en el que se encuentre el pino silvestre. De hecho, el nicho de regeneración del pino silvestre en la montaña mediterránea presenta un conflicto entre la supervivencia y el crecimiento (Castro *et al.* 2004). El proceso de facilitación entre especies leñosas y juveniles de especies arbóreas ha sido estudiado (Castro *et al.* 2004a, García y Obeso 2003, Maestre 2003), pero las consecuencias ecológicas que tiene esta facilitación, unida a la influencia de los herbívoros en el desarrollo de los matorrales como etapas previas a la regeneración forestal, sobre todo en ambientes de montaña mediterránea, presenta dudas sin resolver. En nuestro caso, la presencia de individuos juveniles de pino silvestre acompañados de otras leñosas fue mayor que la de individuos aislados, lo que sugiere tanto una coincidencia espacial de zonas aptas para varias especies como una posible facilitación mutua entre especies (Castro *et al.* 2004).

Las interacciones positivas, el principal mecanismo de facilitación descrito (Castro *et al.* 2002 y 2004, Jordano *et al.* 2002, Gómez-Aparicio *et al.* 2004, Zamora *et al.* 2004), podrían explicar la asociación espacial neta entre los juveniles de pino silvestre y las especies leñosas encontrada en la mayoría de los casos. No obstante, también se encontraron interacciones negativas que podrían ser consecuencia de mecanismos competitivos entre especies. En otros ambientes más septentrionales, en los que la sequía no supone un problema y la cobertura de vegetación leñosas en el sotobosque es mucho mayor, los procesos de competencia entre especies hacen que los juveniles se desarrollen mejor en condiciones sin matorral (Marañón *et al.* 2004). Sin embargo, en un clima mediterráneo de montaña, como es el caso de estudio, donde el régimen de precipitaciones al que está sometido provoca un periodo de sequía estival, con la consecuente situación de estrés, la proximidad a los matorrales proporcionará más humedad en el suelo y ayudará a pasar los meses de verano (Castro *et al.* 2004a), favoreciendo el desarrollo de los pinos juveniles. Además el aporte de hojarasca de los matorrales puede mejorar las características del suelo, aumentando su fertilidad, e incluso puede proteger a los juveniles de la acción del pisoteo y consumo por parte del ganado. Como consecuencia, el balance final de las interacciones planta-planta (competencia *versus* facilitación) en nuestra zona de estudio puede ser beneficioso para las especies leñosas que crecen al amparo de otras especies de matorral, frente a las que lo hacen en lugares abiertos tal como ha sido descrito para un amplio número de situaciones (Callaway 1995, Gómez-Aparicio *et al.* 2004, Zamora *et al.* 2004).

Los resultados presentados en este capítulo ponen de manifiesto la utilidad de los estudios de distribución espacial para el análisis e interpretación ecológica de las relaciones entre variables abióticas y bióticas (Maestre 2006). No obstante, para evaluar el efecto de la resolución de los patrones espaciales deberían tenerse en cuenta varias

consideraciones respecto al tamaño de las unidades de muestreo (Lengendre y Legendre 1998). Si las parcelas son demasiado pequeñas aparecerán pocos individuos y puede limitar la detección de asociaciones positivas (Jonsson y Moen 1998). Así, la complejidad de patrones encontrada puede deberse a la naturaleza de los datos y el tipo de muestreo realizado. La escala a la que se producen las asociaciones positivas entre los patrones de distribución de las especies estudiadas podría ser más grande que la empleada en este estudio. La detección de procesos y patrones dependientes de la escala requieren la toma de datos con una alta resolución y áreas de muestreo muy grandes (más que las estudiadas en este capítulo) (De la Cruz 2006, Rietkerk *et al.* 2002), lo que conlleva elevados costes asociados de ejecución y los hace poco viables. Nuestro trabajo combina una escala espacial de grano fino (metro y medio en las parcelas) con un área de muestreo relativamente grande (300 metros en los transectos), pero no se puede descartar la posibilidad de que la influencia de la luz en los procesos relativos a la vegetación leñosa del sotobosque opera a escalas diferentes de las abordadas aquí.

Conclusiones

Los resultados de las experiencias realizadas muestran la influencia no lineal de la radiación en la vegetación leñosa del sotobosque, con un umbral neto en torno al 40% por encima del cual la cobertura y la riqueza aumentaron con la radiación. Las relaciones encontradas muestran una heterogeneidad dependiente de la parcela y del transecto observado, encontrándose claras diferencias en función, no sólo de la luz sino también de la altitud. La influencia de la radiación sobre la vegetación leñosa cambió de signo con la altitud. En zonas altas la protección del dosel ante bajas temperaturas podría explicar una mayor asociación espacial entre pinos jóvenes y otras especies leñosas en zonas menos luminosas. La influencia de la radiación lumínica en la estructura y riqueza de las comunidades leñosas del sotobosque fue moderada, incluso imperceptible en varios puntos de muestreo, lo que revela la importancia de factores edáficos y otros relacionados con la intervención humana. Toda esta influencia de factores no estudiados hace poco realista la modelización de procesos de regeneración y dinámica de este tipo de bosque en función de la luz a diferencia de otros bosques templados y tropicales, por lo menos para los rangos de luz estudiados. No se observaron claros patrones de relación entre las características estructurales de la vegetación leñosa del sotobosque y el ambiente lumínico.

V. BIBLIOGRAFÍA

- Ball, M. C., Hodges, V. S & Laughlin, G. P.** (1991). Cold-induced photoinhibition limits regeneration of snow gum at tree-line. *Functional Ecology* 5: 663-668.
- Battaglia, L. L., Foré, S. A. & Sharitz, R. R.** (2000). Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 88: 1041-1050.
- Bazzaz, F. A.** (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- Bellow, J. G. & Nair, P. K. R.** (2003). Comparing common methods for assessing understory light availability in shaded-perennial agroforestry systems. *Agricultural and Forest Meteorology* 114: 197-221.
- Boyle, J. R.** (1999). Planted forests: views and viewpoints. *New Forests* 17: 5-9.
- Brokaw, N. V. L.** (1985). Gapphase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687
- Canham, C. D.** (1989). Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70 (3): 548-550.
- Canham C. D., Finzi A. C., Pacala S. W. & Burbank D. H.** (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests - interspecific variation in light transmission by canopy trees, *Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien De La Recherche Forestiere* 24: 337-349.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar J. A., y Gómez, J. M.** (2002). Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10 (2): 297-305.
- Castro, J., Zamora, R.; Hódar, J. A. & Gómez, J. M.** (2004a). Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M. & Gómez-Aparicio, L.** (2004). Benefits of using shrubs as nurse plants of restoration in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 3 (2): 352-358.
- Costa, M., Morla, C., & Sainz, H.** (eds.) (1998). Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica. Geoplaneta. Barcelona.
- Dale, M. R. T. & MacIsaac, D. A.** (1989). Two new methods for the analysis and pattern development during primary succession. *Journal of Vegetation Science* 1: 153-164.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., & Neilson, R. P.** (2000). The interplay between climate change, forests and disturbances. *Science of the Total Environment* 262: 201-204.
- De la Cruz Rot, M.** (2006). Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas* 2006/3. http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=448&Id_Categoria=1&tipo=portada.

- Damascos, M. A. & Rapoport, E. H.** (2002). Diferencias en la flora herbácea entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 465-472.
- Denslow, J. S.** (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (2): 47-55.
- Denslow, J. S.** (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Folk, L.** (1951). A comparison chart for visual percentage estimation. *Journal of sedimentary petrology* 21 (1): 32-33.
- García, D. & Obeso, J. R.** (2003). Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26: 739-750.
- Gasque, M. & García-Fayos, P.** (2004). Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis* consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189: 251-261.
- Gray, A. N., Spies, T. A. & Ester, M. J.** (2002). Microclimate and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forests Response* 25: 376-385.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J. & Barza, E.** (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14 (4): 1128-1138.
- Hoffman, M. T., Midglet, G. F. & Cowling, R. M.** (1994). Plant richness is natively related to energy availability in semi-arid southern Africa. *Biodiversity Lett.* 2: 35-38.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J.** (2002). Claves ecológica para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas XI*, 1: Enero-Abril.
- Josson, B. G. & Moen, J.** (1998). Patterns in species associations in plant communities: the importance of scale. *Journal of Vegetation Science* 74: 570-582.
- Júdez, L.** (1993). Métodos estadísticos para su aplicación en agricultura. Monografía. ETSI Agrónomos. Madrid, 344 pp.
- Kouki, J. & Hokkanen, T.** (1992). Long-term leedle litterfall of Scots pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperatura factors. *Oecologia* 89: 176-181.
- Legendre, P & Fortín, M. J.** (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre, P. & Llegendre, L.** (1998). Spatial autocorrelation-trouble or new paradigm. *Ecology* 74: 1659-1673.
- Liira, J. & Zobel, K.** (2000). The species richness-biomass relationship in herbaceous plant communities: what difference does the incorporation of root biomass data make?. *Oikos* 91: 109-114.
- Maestre, F. T.** (2002). La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Tesis doctoral. Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, Alicante: 365.

- Maestre, E.** (2003). Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 35-46.
- Maestre, F.** (2006). Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos en Ecología. *Ecosistemas* 2006/3. (URL:http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=440&Id_Categoria=9&tipo=portada).
- Marañón, T., Camarero, J. J., Castro, J., Díaz, M., espelta, J. M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F., Verdú, M. & Zamora, R.** (2004). Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración en Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Martínez-Alonso, C., Planelles, R., González, I., Cruz, A. C. de la, González, M. R., Minaya, M. T., Serrano, M., Pulido, S. & López Arias, M.** (2003). Relationship between litterfall production and climate parameters in a southern *Pinus sylvestris* forest. *Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western pyrenees*, IUFRO, Navarra.
- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L. & Iriarte, S. V. B.** (1999). Spatial heterogeneity of Light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- North, M., Oakley, B., Fiegenger, R., Gray, A. & Barbour, M.** (2005). Influence of light and soil moisture mixed-conifer understory communities. *Plant Ecology* 177: 13-24.
- Pausas, J. G. & Austin, M. P.** (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.
- Perry, J. N.** (1998). Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008-1017.
- Perry, J. N., Winder, L., Holland, J. M. & Alston, D. R.** (1999). Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2: 106-113.
- Rietkerk, M., Van de Koppel, J., Kumar, L. & van Langevelde, F.** (2002). The ecology of scale. *Ecological Modelling* 149: 1-4.
- Ripley, B. D.** (1977). Modelling Spatial Patterns. *Journal of the Royal Statistical Society* 39 (2): 172-212.
- Robertson, G. P.** (2000). *GS+: Geostatistics for the Environmental Sciences User Manual*. Gamma Design Software, Plainwell, Michigan USA.
- Rojo, A.** (1994). Crecimiento y producción de *Pinus sylvestris* L. en la Sierra de Guadarrama. *Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid*: 308.
- Schnitzer S. A. & Carson W. P.** (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.
- Steel, R. G. & Torrie, J. H.** (1989). *Bioestadística: principios y procedimientos*. Segunda edición. McGraw-Hill, México. 622 pp.
- Shupp, E., Howe, H., Augspurger, S. & Levey, D.** (1989). Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Terradas, J.** (2001). *Ecología de la vegetación*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Valladares, F.** (2005). Cambio global y el ambiente lumínico en ecosistemas forestales mediterráneos: consideraciones ecológicas e implicaciones para la gestión. *Actas*

de la I reunión sobre ecología, ecofisiología y suelos forestales. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales. Nº: 20.

- Valladares, F., Aranda, I. & Sánchez-Gómez, D.** (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Valladares, F., Arrieta, S., Aranda, I., Lorenzo, D., Tena, D., Sánchez-Gómez, D., Suarez, F. & Pardos, J. A.** (2005). Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology* 25:1041-1052.
- Valladares, F. & Guzmán, B.** (2006). Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in abandoned Holm oak woodlands. *Annals of Forest Science* (en prensa)
- Webster, R. & Oliver, M. A.** (1992). Simple adequately to estimate variograms of soil properties. *Journal of Soil Science* 43: 177-192.
- Winder, L., Alexander, C., Holland, J. M., Woolley, C & Perry, J. N.** (2001). Modelling the dynamic spatio-temporal response of predator to transient prey patches in the field. *Ecology* 4: 568- 576.
- Zamora, R., García-Fayos, P. & Gómez-Aparicio, L.** (2004). Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas. 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.



Capítulo 3

CAPÍTULO 3: INFLUENCIA DE LA RADIACIÓN LUMÍNICA Y LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA EN LAS COMUNIDADES HERBÁCEAS DEL SOTOBOSQUE

Resumen

Objetivo principal: describir la heterogeneidad espacial de dos factores abióticos clave, radiación lumínica y humedad de suelo, y su relación con la vegetación herbácea del sotobosque en ausencia de herbivoría por ganado y mamíferos salvajes.

Hipótesis: el patrón espacial de la vegetación herbácea es agregado como consecuencia de factores ambientales como la luz y la humedad del suelo, que condicionan fuertemente su distribución. La heterogeneidad ambiental de las parcelas influirá en la diversidad de la vegetación herbácea, existiendo correlación entre ambas.

Resultados y conclusiones principales: se estudió el patrón espacial de distribución de la humedad del suelo y la radiación lumínica y su relación con la vegetación herbácea en las parcelas experimentales. La disponibilidad de luz y la altitud fueron los factores dominantes en el patrón de distribución de la vegetación herbácea. La humedad del suelo en todos los casos estudiados fue superior al 20 %, no influyendo significativamente en la estructura espacial y composición de la vegetación, contrariamente a lo esperado. Los patrones espaciales de la vegetación herbácea observados sí se relacionaron con el ambiente lumínico, tanto con la luz directa como con la luz difusa, llegando a influir en la presencia o ausencia de especies, siempre que dicho umbral fue igual o superior al 40 % de la radiación disponible. Un ejemplo de esto se pudo observar en la parcela inferior, donde *Pteridium aquilinum* mostró una clara asociación espacial con la luz directa cuando la radiación lumínica superó dicho umbral. *Festuca rubra* y *Luzula forstieri* también mostraron asociación con la luz aunque sólo en la parcela superior, donde el rango de temperatura fue menor que en las otras parcelas. Por debajo del umbral de radiación no se observaron correlaciones significativas entre el ambiente lumínico y la cobertura y diversidad de la vegetación herbácea.

I. INTRODUCCIÓN

La disponibilidad lumínica junto con la humedad del suelo son unos de los principales factores que condicionan el patrón espacial de la vegetación en la naturaleza (Sabastià 2004, Valladares y Gúzman 2006). En el sotobosque estos factores se hacen sumamente importantes para el desarrollo de la vegetación, ya que la estructura del dosel influye directamente en la disponibilidad de la radiación lumínica, y ésta a su vez en la humedad del suelo (North *et al.* 2004). Sin embargo, todavía es escasa la información detallada sobre estas variables sumamente sensibles (Halpern y Spies 1995), en clima mediterráneo de montaña (Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000, Valladares 2003). Cambios en el dosel, como consecuencia del crecimiento de los árboles o de la gestión del bosque afectan directamente a estos factores abióticos (Halpern y Spies 1995). Estos cambios en el dosel tienen particular importancia en los bosques de coníferas, donde los crecimientos son rápidos y la vegetación herbácea del sotobosque está fuertemente influenciada por el entorno en el que se desarrolla (Schnitzer y Carson 2001). Los procesos de competencia entre la vegetación herbácea y leñosa, junto con las condiciones climáticas de montaña influyen significativamente en el desarrollo natural de estas comunidades (Castro *et al.* 2002b, Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

Cambios en la estructura del dosel, provocados por la apertura de un claro provocan un incremento de la radiación lumínica (tanto directa como difusa) que generalmente lleva asociado un aumento de la abundancia de la vegetación herbácea (Denslow 1980, Gray *et al.* 2002b). Estos cambios provocan ambientes heterogéneos

dentro de los bosques, que a su vez se correlacionan linealmente con la diversidad (Grace 2001, Pausas 1994). La diversidad de los ecosistemas forestales radica principalmente en la vegetación del sotobosque (Shevock 1996). La variabilidad de hábitat provocará un aumento selectivo de ciertas especies, influyendo significativamente en la riqueza específica en periodos críticos, como los provocados por periodos prolongados de sequía, unidos a altas temperaturas, en épocas estivales (North *et al.* 2004).

La formación de un claro en el dosel también puede provocar efectos contrarios a los descritos, como es el incremento de la humedad del suelo debido al aumento de la precipitación, lo que llevaría asociado la dominancia de especies con preferencia por ambientes húmedos (Anderson *et al.* 1969, Ritter *et al.* 2005). La variabilidad ambiental dentro del bosque también influye en la regeneración de la vegetación, diferenciándose especies tolerantes a la sombra, aquellas que sólo se desarrollan bajo el dosel, y especies intolerantes, que requieren luz (Valladares *et al.* 1997, Whitmore 1989). Varios estudios han desarrollado trabajos sobre el efecto de los claros en las comunidades forestales (Arevalo y Fernández-Palacios 1998, Canham 1989, Shupp *et al.* 1989), incluso sobre la vegetación leñosa del sotobosque (Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000, Whitmore 1989), pero las comunidades herbáceas han recibido menos atención (Milbau *et al.* 2005).

La formación de micro ambientes dentro del bosque también provoca diferentes respuestas en función del tipo de bosque (Valladares 2003). En bosques mediterráneos con pocas limitaciones hídricas y escasa o poca intervención, el sotobosque llega a ser tan oscuro como los descritos para bosques templados o tropicales maduros (2-7% radiación disponible y LAI en torno a 4 m²/m²) (Gracia 1984, Gratani, 1997). Sin embargo, el sotobosque de la mayoría de encinares ibéricos es de un orden de magnitud más luminoso que estos bosques mesófilos y casi intactos de *Quercus ilex*, con valores promedio de 30-50% de la radiación disponible y valores de LAI en torno a 1-2 m²/m² (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006). En los pinares de Valsaín con valores de LAI efectivo entre 1,5 y 2 m²/m², es de esperar que los umbrales de luz sean altos y similares a los de los encinares mediterráneos.

El conocimiento de los umbrales de luz y de humedad en estos bosques es importante para poder detectar puntos de inflexión en los cuales la diversidad, cobertura o riqueza de las comunidades herbáceas varían, sirviendo como indicadores del funcionamiento de los ecosistemas forestales (Díaz *et al.* 2003). La conservación de la diversidad biológica en ambiente de montaña, se considera un criterio de sostenibilidad (Sullivan *et al.* 2002). El conocimiento de la composición y distribución de dichas especies, ayudará al mantenimiento y conservación de la diversidad de los bosques (Castillo *et al.* 2003).

Además la cuantificación del patrón espacial de distribución de variables como la diversidad, riqueza o cobertura de la vegetación herbácea es de gran interés debido a su función como indicadores del estado de conservación del bosque (Kohl y Gertner 1997,

Maestre 2002). Sin embargo, pocos trabajos han evaluado sus variaciones a pequeña escala en ecosistemas forestales (Saldaña y Lusk 2003). Comprendiendo los cambios en los patrones espaciales de la vegetación a nivel local, frente a pequeñas variaciones ambientales, se facilitará el entendimiento a mayor escala frente a cambios globales provocados en los ecosistemas (Valladares 2003).

Objetivos e hipótesis

El principal objetivo de este capítulo es estudiar la vegetación herbácea del sotobosque, su abundancia y diversidad, y su relación con la humedad y radiación lumínica en tres parcelas del pinar a diferentes cotas de altitud. Se estudian las relaciones espacialmente explícitas entre la vegetación y dos variables abióticas principales: la radiación y la humedad del suelo.

Los objetivos específicos de este capítulo son:

- Explorar el patrón espacial de los factores abióticos humedad del suelo y radiación lumínica del sotobosque a escala de parcela.
- Caracterizar la vegetación herbácea del sotobosque, su riqueza y diversidad específica.
- Evaluar el patrón espacial de distribución de las especies dominantes del estrato herbáceo y sus relaciones inter-específicas en las parcelas experimentales.
- Analizar las relaciones existentes entre los factores abióticos y la vegetación herbácea y sus respectivos patrones espaciales.

Las principales hipótesis que se plantean en este capítulo son, en primer lugar que el patrón espacial de la vegetación herbácea del sotobosque es agregado como consecuencia de factores ambientales tales como la luz y/o la humedad del suelo, que generalmente tienen este patrón, y que condicionan fuertemente la estructura y composición de las comunidades herbáceas. Y en segundo lugar, que la diversidad de las comunidades herbáceas del sotobosque es una consecuencia de la heterogeneidad ambiental, tanto lumínica como de la humedad edáfica, por lo que existirá una correlación lineal entre dichas variables.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

1. Radiación lumínica y humedad del suelo en el sotobosque

Para evaluar las propiedades ópticas del dosel se utilizó la fotografía hemisférica (ver capítulo 1). En todas las parcelas experimentales se realizaron fotografías hemisféricas en el centro de las cuadrículas de la malla establecida (ver capítulo 1 y 2). Una vez analizadas y clasificadas las imágenes se calcularon las variables VisSky, ISF, DSF, GSF, LAI_{efectivo}, GndCover y destellos de sol (ver capítulo 1 para su descripción).

La variabilidad temporal y espacial de la humedad del suelo superficial se analizó utilizando un equipo de reflectometría temporal (TDR, *time domain reflectometry*) (Gray y Spies 1995, Topp y Davis 1985). Este es un método directo de medida, no destructivo, que estima el porcentaje volumétrico de agua en el suelo. El sistema se basa en la medición de las diferencias de capacidad del medio no conductor, el suelo, de transmitir ondas electromagnéticas o pulsos de elevada frecuencia. Estos valores se relacionan con el contenido de agua del suelo mediante unos modelos de regresión considerados universales y que están incorporados en el TDR, y se basan en calibraciones efectuadas en condiciones controladas de laboratorio (Da Silva *et al.* 1998).

Las medidas se realizaron en el centro de cada unidad de muestreo de las mallas establecidas en las parcelas, utilizando para ello unas sondas de 10 cm de longitud colocadas verticalmente. Los valores obtenidos corresponden a una media integrada para todo el perfil de 0-10 cm. Estas mediciones se repitieron dos veces a lo largo del año, a finales del invierno (marzo 2004) y a principios del periodo estival (junio de 2004).

2. La vegetación herbácea del sotobosque

El estudio de las comunidades herbáceas del sotobosque se realizó utilizando la misma malla cuadrada de 1,5 x 1,5 m de lado, instalada en las tres parcelas experimentales descrita en los anteriores capítulos (ver capítulos 1 y 2). En cada cuadrícula se realizaron muestreos mediante censo-inventario, identificando todas las especies herbáceas con las claves de la Flora de España (García Rollán 1981). La cobertura específica en cada unidad de muestreo (cuadrículas) se estimó en porcentaje, empleando como referencia para la estimación visual una plantilla con una serie de superficies de cobertura creciente generadas por ordenador. También en cada unidad de muestreo se estimó la cobertura total de la cuadrícula y la altura máxima de la vegetación herbácea.

A partir de los datos del inventario se estimaron los siguientes índices de diversidad: *alfa* (número promedio de especies por unidad de muestreo), *beta* (número

total de especies / número promedio de especies), gamma (número total de especies) (North *et al.* 2005) y el Índice de Shannon-Wiener (H) (Shannon 1948):

$$H = - \sum p_i * \log (p_i) \quad (\text{ecuación 1})$$

En donde:

p_i : proporción de individuos de una especie (cobertura específica / cobertura total por cuadrícula).

Para evaluar las relaciones entre especies se seleccionaron aquellas con presencia superior a 10 unidades de muestreo, eliminando las especies poco frecuentes. De esta manera los análisis de correlaciones se realizaron con 16 especies en la parcela superior, 20 en la parcela del medio y 31 en la parcela inferior.

Arenaria montana, *Festuca rubra*, *Galium rotundifolium*, *Luzula forsteri* y *Pteridium aquilinum* fueron las cinco especies que se seleccionaron, mediante análisis cluster, para realizar un estudio más pormenorizado de las relaciones espaciales entre la vegetación del estrato herbáceo y la radiación lumínica y la humedad del suelo (anexo 3.2).

3. Patrón espacial de la vegetación herbácea y las variables ambientales

El patrón espacial de las especies seleccionadas se analizó con el programa SADIE (Perry 1998). Esta técnica se basa en la estimación de la distancia a la regularidad, de las variables a estudiar, en este caso la cobertura, necesaria para moverse en el espacio y obtener una distribución regular, donde las variables sean iguales en todos los puntos del muestreo (ver capítulo 2 para descripción detallada del método). Con este mismo programa se evaluó también el índice de agrupación de las variables (V), midiendo el grado de agrupación de las variables en manchas (zonas con cobertura superior a la media) y claros (zonas con cobertura inferior a la media). Valores de V altos y positivos significan que las unidades de muestreo están dentro de una mancha ($V > 1,5$), mientras que los valores que estén dentro de un claro tendrán valores altos y negativos ($V < -1,5$). Aquellos valores cercanos a la unidad indican una distribución aleatoria de la variable. Como V es una variable continua, esta se representará espacialmente mediante mapas de manchas y claros para una mejor interpretación de los resultados.

El análisis espacial de la vegetación herbácea se realizó utilizando los valores de cobertura específica, obtenidos para cada unidad de muestreo de 1,5 x 1,5 m. Con las cinco especies seleccionadas previamente (*Arenaria montana*, *Festuca rubra*, *Galium*

rotundifolium, *Luzula forsteri* y *Pteridium aquilinum*), a partir del análisis cluster, se elaboraron los patrones espaciales, las correlaciones entre especies y las correlaciones entre especies y las variables ambientales. También se estudió el patrón espacial de las variables de luz y humedad del suelo.

4. Tratamiento de datos y análisis estadístico

El tratamiento estadístico de los datos se realizó mediante el cálculo de la media y desviación estándar de las variables. Todas las variables se analizaron mediante análisis de la varianza (ANOVA de una), considerando un nivel de significación $\alpha = 0,05$. Antes de efectuar el análisis de la varianza se comprobaron la normalidad de la distribución (test de Kolmogorov-Smirnov) y la homogeneidad de las variables (test de Levene). En aquellas variables que no cumplieron estos requisitos se realizaron las transformaciones oportunas para cumplir la hipótesis, aunque se presentan los valores medios sin transformar (Steel y Torrie 1989). Los datos de humedad del suelo y cobertura de la vegetación se transformaron mediante la función logarítmica ($\log_{10}(\text{variable} + 0.1) - (-1)$) (McCune y Grace 2002), si bien posteriormente se presentaron los valores medios de las variables sin transformar. Para comparar las diferencias encontradas entre grupos se utilizó el test de Tukey (Júdez 1993). En el caso de que las variables transformadas no cumplieran las condiciones para hacer estas comparaciones, se utilizó el test de Kruskal-Wallis de comparación de medianas.

Para seleccionar las cinco especies en las que se estudió el patrón espacial de distribución se realizó un análisis cluster con todas las especies por parcela, utilizando la distancia euclídea entre las variables ($\text{distancia}(x, y) = [\sum_i (x_i - y_i)^2]^{1/2}$).

Para describir la estructura espacial tanto de la cobertura de las cinco especies seleccionadas, como de la humedad del suelo y la radiación lumínica del sotobosque, se utilizaron los semivariogramas. La estructura espacial de las variables se estimó a partir de la relación entre (sill-nugget)/sill, que refleja la dependencia espacial predecible (Ettema y Wardle 2002). El mejor ajuste para las funciones de los semivariogramas se obtuvo con el intervalo de distancia (*lag class distance*) (1,8, 2,4 y 1,8 m en las parcelas superior, media e inferior respectivamente). La distancia sobre la que se calcula la semivarianza (*active lag distance*) fue el 70 % de la distancia máxima, para evitar los efectos borde y descartar los valores con pocos pares de puntos. A partir de la información de los semivariogramas se realizó una interpolación y elaboración de mapas, mediante el método Kriging, que considera el valor de la variable de los puntos vecinos y su relación espacial (Legendre y Fortín 1989, Robertson 2000).

Todas las fotografías se analizaron y clasificaron con el programa informático Hemiview 2.1 (1999, Delta-T Devices Ltd.UK).

El tratamiento estadístico de los datos se realizó con los programas STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, USA) y SigmaStat 2.03 para Windows (Chicago, Illinois). Para

el análisis geoestadístico se utilizó el programa informático GS + 5.0 para Windows (Gamma Design Software, Plainville, Michigan, USA) y SADIE. La elaboración de los mapas se realizó con el programa Surfer para Windows (Goleen Software, Colorado, USA).

III. RESULTADOS

1. Radiación lumínica y humedad del suelo en el sotobosque

La radiación lumínica de la zona de estudio fue diferente para las distintas parcelas (ver capítulo 2 para resultados detallados). En las parcelas existieron diferencias estadísticamente significativas para las variables de luz difusa ($H = 186,1$, $p < 0,0001$), luz directa ($H = 113,6$, $p < 0,0001$), GSF ($H = 125,8$, $p < 0,0001$) y la fracción del suelo cubierta por el dosel del bosque ($H = 311,2$, $p < 0,0001$), siendo la parcela inferior la que presentó los valores más altos de radiación y la parcela del medio los valores más bajos. No existieron diferencias estadísticamente significativas entre parcelas para el LAI efectivo ($H = 1,67$, $p = 0,43$). En la parcela del medio se registró el mayor número de destellos de sol por día, con un promedio de 32 destellos ($H = 65,6$, $p < 0,0001$). Estos fueron de menor duración, 14 segundos, frente a 17 segundos que duraron en la parcela inferior (Tabla 3.1).

Tabla 3.1: Valores medios, desviación estándar y coeficiente de variación (desviación estándar/media) de la humedad del suelo y la radiación lumínica en las tres parcelas experimentales. Test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$. Las letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas, g. l.: grados de libertad. Unidades: mol/m²/año (variables lumínicas) y minutos (duración de destellos).

	Parcela superior		Parcela medio		Parcela inferior		test	g.l.	p
	Media ± D.E.	Coficiente de variación	Media ± D.E.	Coficiente de variación	Media ± D.E.	Coficiente de variación			
Humedad suelo marzo (%)	24,1 ± 4,9 c	0,21	36,8 ± 4,8 a	0,13	33,6 ± 4,6 b	0,14	321,8	3	< 0,0001
Humedad suelo junio (%)	23,6 ± 4,5 a	0,19	23,6 ± 4,5 a	0,19	24,2 ± 4,4 a	0,19	0,975	2	0,38
ISF	0,39 ± 0,05 b	0,13	0,36 ± 0,03 c	0,08	0,43 ± 0,04 a	0,09	186,1	2	< 0,0001
DSF	0,40 ± 0,07 b	0,18	0,36 ± 0,04 c	0,11	0,43 ± 0,06 a	0,15	113,6	2	< 0,0001
GSF	0,40 ± 0,07 b	0,17	0,36 ± 0,04 c	0,1	0,43 ± 0,06 a	0,14	125,8	2	< 0,0001
VisSky	0,29 ± 0,04 a	0,13	0,28 ± 0,02 a	0,07	0,29 ± 0,03 b	0,11	24,2	2	< 0,0001
GndCover	0,54 ± 0,06 b	0,11	0,59 ± 0,03 a	0,05	0,42 ± 0,06 c	0,14	311,2	2	< 0,0001
LAI efectivo	1,12 ± 0,13 a	0,12	1,14 ± 0,07 a	0,06	1,14 ± 0,15 a	0,13	1,67	2	0,43
Nº destellos de sol	28,5 ± 5,9 b	0,21	32,6 ± 5,4 a	0,16	26,9 ± 5,4 b	0,2	65,6	2	< 0,0001
Duración destellos de sol	15,5 ± 4,2 a	0,27	14,5 ± 3,5 ab	0,16	16,9 ± 5,8 a	0,2	19,3	2	< 0,0001

La humedad promedio del suelo varió entre 24 y 37 %, durante los meses de marzo y junio. En el mes de marzo existieron diferencias significativas para la humedad del suelo entre parcelas, siendo mayor en la parcela del medio. Por el contrario, en el mes de junio no existieron diferencias entre parcelas, siendo la humedad del suelo en este segundo caso inferior a la del mes de marzo (Tabla 3.1). Esta disminución del porcentaje de humedad entre los meses de marzo y junio fue estadísticamente significativa en las parcelas del medio ($F = 946,4$, $p < 0,0001$) e inferior ($H = 140,5$, $p < 0,0001$), pero no en la parcela superior ($H = 0,507$, $p = 0,4769$) (Figura 3.1).

El coeficiente de variación fue mayor en la parcela superior para todas las variables, menos para Gndcover y LAI efectivo que fue en la parcela inferior (Figura 3.1).

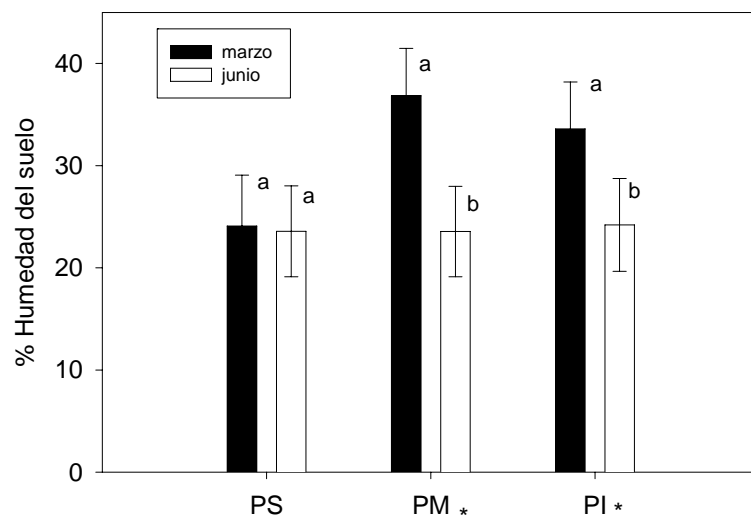


Figura 3.1: Humedad del suelo (porcentaje medio y desviación estándar) durante los meses de marzo y junio de 2004 en las parcelas experimentales (PS: parcela superior, PM: parcela del medio, PI: parcela inferior). ANOVA de una vía, $p < 0,05$ (* Test de Kruskal Wallis, $p < 0,05$). Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas ($n = 143, 221$ y 130 parcela superior, media e inferior respectivamente).

2. Estructura espacial de la humedad del suelo y la radiación lumínica

El análisis de los semivariogramas reveló buenos ajustes para la luz directa y difusa (valores de r^2 entre 0,92 y 0,98), lo que indica una estructura espacial significativa de las variables. Para la humedad edáfica estos ajustes no fueron tan buenos en las parcelas superior e inferior, donde los valores oscilaron entre $r^2 = 0,3$ y $0,6$. En la parcela del medio la variable humedad del suelo sí presentó buenos ajustes a los modelos del semivariograma ($r^2 > 0,7$). Por tanto, la estructura espacial fue mayor para las variables de radiación lumínica que para la humedad del suelo en dos de las tres parcelas, asociado con un mayor rango para la luz difusa y directa que para la humedad (3 vs 8 m en la parcela superior, 2 vs 9 m en la parcela inferior). El rango fue menor de 5 metros para las variables que mostraron un buen ajuste ($r^2 > 0,90$) (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: Valores de los parámetros obtenidos a partir de los semivariogramas realizados para la humedad del suelo y la radiación lumínica. C_0 (*Nugget*): indica el porcentaje de varianza no explicada por el espacio; Asíntota (*sill*): punto en el que la semivarianza deja de ser función de la distancia; Estructura espacial (*sill-nugget/sill*); Rango: distancia a la cual la variable está relacionada espacialmente, R^2 : coeficiente de determinación de la regresión.

		Modelo	C_0	Asíntota	Estructura espacial	Rango	R^2
Parcela superior	Humedad marzo	Exponencial	4,13	25,6	0,84	3,18	0,33
	Humedad junio	Exponencial	2,72	20,57	0,87	2,79	0,4
	ISF	Esférico	0,00002	0,003	0,99	5,29	0,93
	DSF	Esférico	0,0004	0,004	0,9	8,48	0,98
Parcela medio	Humedad marzo	Exponencial	2,08	21,18	0,9	2,58	0,7
	Humedad junio	Exponencial	12,93	27,47	0,53	17,7	0,99
	ISF	Esférico	0,00023	0,0008	0,71	13,45	0,92
	DSF	Esférico	0,00039	0,0016	0,76	11,62	0,96
Parcela inferior	Humedad marzo	Esférico	0,53	20,95	0,97	2,24	0,6
	Humedad junio	Esférico	0,49	20,43	0,98	2,15	0,56
	ISF	Exponencial	0	0,0018	1	7,83	0,96
	DSF	Exponencial	0,00013	0,004	0,97	9,3	0,96

Los análisis del patrón espacial de la humedad del suelo mostraron una distribución agregada sólo en la parcela del medio durante los meses de marzo y junio. En la parcela superior estos patrones sólo fueron significativos en el mes de junio (Tabla 3.3). Las variables lumínicas presentaron una distribución agregada en todas las parcelas, estando en la parcela del medio fuertemente agregadas (ver capítulo 2).

Tabla 3.3: Resumen del análisis de SADIE para la humedad del suelo medida en dos momentos del año (marzo y junio de 2004). Los datos representan I_a : índice de agregación, V_i : media del índice de agrupación para las manchas y V_j : media del índice de agrupación para los claros. El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestra entre paréntesis, los valores significativos se indican en **negrita** ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$).

		%	I_a	V_i	V_j
Parcela superior	Humedad marzo		1,15 (0,1466)	1,11 (0,1852)	-1,12 (0,1991)
	Humedad junio		1,29 (0,0447)	1,30 (0,0418)	-1,19 (0,1100)
Parcela medio	Humedad marzo		1,74 (0,0007)	1,72 (0,0008)	-1,66 (0,0015)
	Humedad junio		2,09 (0,0002)	2,06 (<0,0001)	-1,82 (0,0003)
Parcela inferior	Humedad marzo		1,27 (0,0644)	1,16 (0,0918)	-1,25 (0,0623)
	Humedad junio		1,02 (0,3675)	1,08 (0,2487)	-0,98 (0,4721)

3. La vegetación herbácea del sotobosque

La composición florística del sotobosque estuvo formada por 64 especies, de las cuales 57 fueron herbáceas (Anexo 3.1). La altura media de la vegetación del sotobosque para el conjunto de las parcelas fue ligeramente superior a los 70 cm. En todas las parcelas la

cobertura de la vegetación superó el 30% de recubrimiento ($33,5 \pm 14,5$, $40,7 \pm 13,1$ y $43,1 \pm 19,9$ en la parcela superior, media e inferior respectivamente) y la diversidad fue baja, con un índice de Shannon < 1 ($0,7 \pm 0,1$, $0,9 \pm 0,1$ y $0,8 \pm 0,3$ en la parcela superior, media e inferior respectivamente) (Figura 3.2). La riqueza específica aumentó gradualmente desde la parcela superior (33 especies) a la parcela inferior (50 especies), pasando por la parcela del medio (39 especies).

La riqueza y diversidad de la vegetación fue diferente en cada parcela estudiada, siendo la parcela superior significativamente diferente a las parcelas del medio e inferior. En esta parcela la altura máxima ($H = 216$, $p < 0,0001$), la cobertura ($H = 33,5$, $p < 0,0001$), la riqueza ($H = 118,2$, $p < 0,0001$) y la diversidad de especies ($H = 152,2$, $p < 0,0001$) fueron menores que en el resto de las parcelas (Figura 3.2).

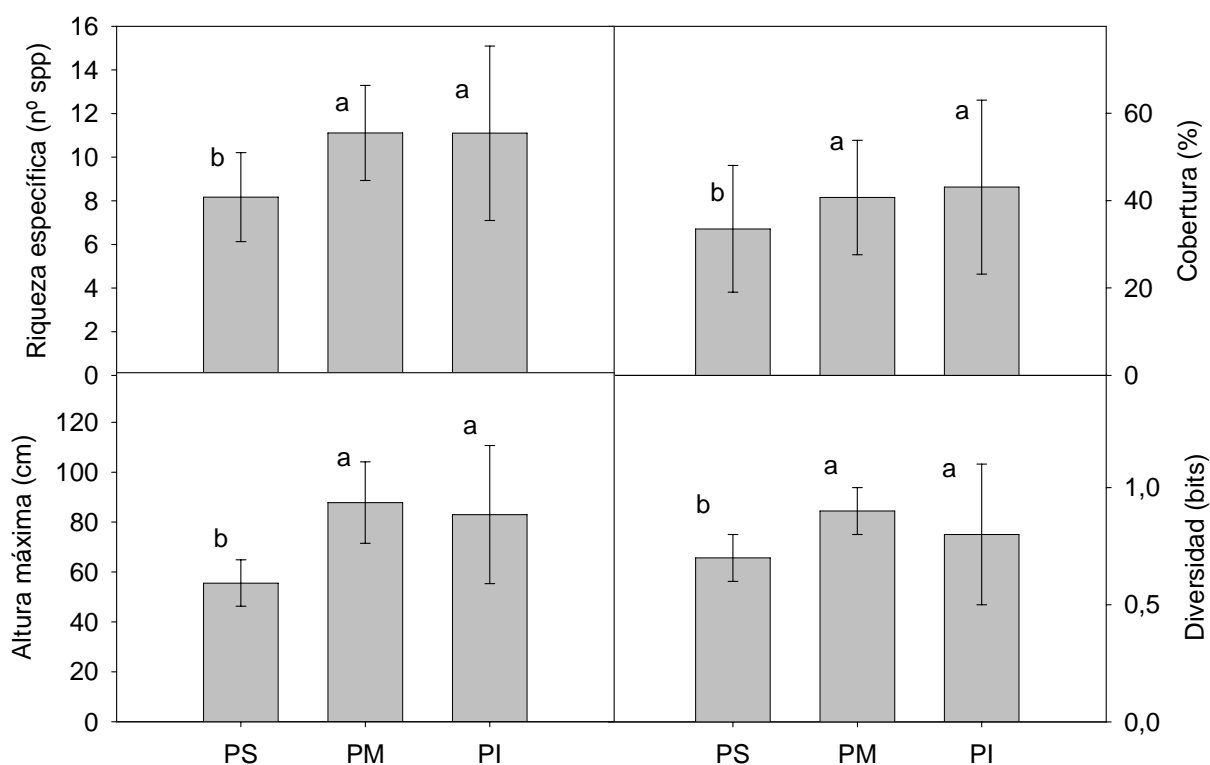


Figura 3.2: Riqueza específica, cobertura, altura máxima y diversidad de la vegetación herbácea en las parcelas experimentales (los valores representan la media y la desviación estándar). Test de Kruskal Wallis, $p < 0,05$. Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas. PS: parcela superior, PM: parcela de medio, PI: parcela inferior ($n = 130, 221, 141$, en las parcelas superior, media e inferior respectivamente).

La vegetación presentó una baja diversidad beta, con valores de 4, 3,5 y 4,5 en las parcelas superior, media e inferior respectivamente. La diversidad alfa fue $8,2 \pm 2$, $11,1 \pm 2,2$ y $11,1 \pm 4,2$ en las parcelas superior, media e inferior respectivamente.

La cobertura se correlacionó significativamente con la riqueza y diversidad de especies en la parcela inferior, siendo esta relación positiva (Figura 3.3).

En cada parcela experimental la composición florística fue diferente, encontrándose diferencias para la cobertura específica. Así, en la parcela superior las especies más abundantes fueron *Festuca rubra*, *Ranunculus ollisiponensis*, *Galium rotundifolium*, *Arenaria montana* y *Pteridium aquilinum*. En la parcela del medio fueron *Arrhenatherum elatius*, *A. montana*, *Leontodon carpetanus*, *F. rubra* y *Luzula forsteri*. Y en la parcela inferior fueron *Prunella vulgaris*, *Crucianella angustifolia*, *Rumex acetosa*, *F. rubra* y *A. montana*.

De todas estas especies *F. rubra* y *A. montana* fueron las más abundantes presentes en todas las parcelas (Anexo 3.3, 3.4 y 3.5).

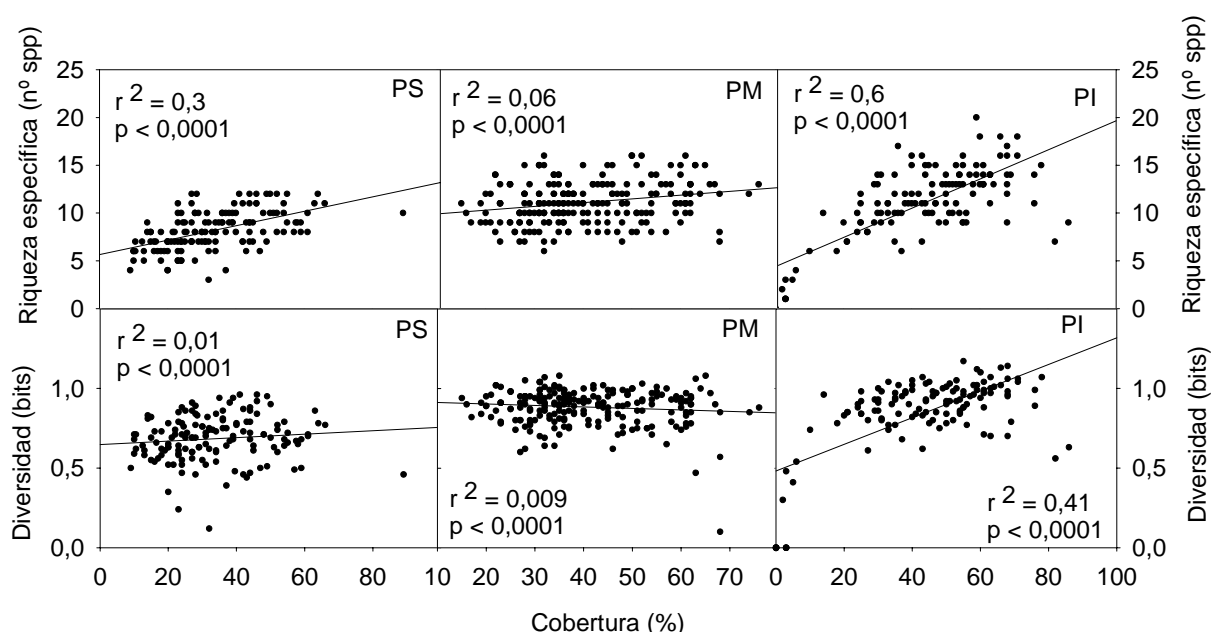


Figura 3.3: Relación entre riqueza específica y diversidad con la cobertura de especies herbáceas en las tres parcelas experimentales. Se indica en cada caso el coeficiente de correlación (r^2) y la significación de la regresión (p). PS: parcela superior, PM: parcela medio, PI: parcela inferior (n = 143, 221, 130, en las parcelas superior, media e inferior respectivamente).

Se observó una relación positiva entre *G. rotundifolium* y *Lactuca viminea* en las parcelas del medio y superior (Anexo 3.3 y 3.4). Y entre *P. aquilinum* y *L. viminea*, en la parcela superior, y en la parcela inferior, aunque esta última fue negativa (Anexo 3.3 y 3.5).

Para *L. forsteri* sólo se observaron relaciones negativas con otras especies como *P. aquilinum*, *Sedum tenifolium*, *G. rotundifolium* o *L. viminea* en la parcela superior,

mientras que en las otras parcelas estas relaciones fueron de asociación y disociación (Anexo 3.3 y 3.5).

F. rubra, por el contrario, en la parcela inferior, siempre se observó asociada positivamente a otras especies, mientras que en las otras parcelas estas relaciones fueron positivas y negativas (Anexo 3.3 y 3.5).

P. aquilinum se asoció positivamente con *Rumex acetosa* en las parcelas superior e inferior. Con el resto de las especies no se observó un claro patrón de correlación, ya que se observaron relaciones tanto positivas como negativas (Anexo 3.3 y 3.5).

4. Estructura espacial de la vegetación herbácea

Las coberturas de las cinco especies estudiadas presentaron buenos ajustes a los modelos teóricos de los semivariogramas (r^2 desde 0,82 a 0,99), lo que indica una significativa estructura espacial de las variables para una distancia de malla de 1,5 m. Las coberturas de *A. montana*, *F. rubra* y *P. aquilinum* presentó una estructura espacial mayor en la parcela inferior que en el resto. Por el contrario la estructura espacial de *G. rotundifolium* y *L. forsteri* fue mayor en la parcela superior (Tabla 3.4).

Tabla 3.4: Valores de los parámetros obtenidos a partir de los semivariogramas realizados para la cobertura de herbáceas. C_0 (*Nugget*): indica el porcentaje de varianza no explicada por el espacio; Asíntota (*sill*): punto en el que la semivarianza deja de ser función de la distancia; Estructura espacial (*sill-nugget/sill*), Rango: distancia a la cual la variable está relacionada espacialmente, R^2 : coeficiente de determinación de la regresión.

		Modelo	C_0	Asíntota	Estructura espacial	Rango	R^2
Parcela superior	<i>Arenaria montana</i>	Exponencial	0,657	1,69	0,61	6,93	0,82
	<i>Festuca rubra</i>	Exponencial	1,97	5.832	0,66	19,19	0,98
	<i>Galium rotundifolium</i>	Esférico	1,68	12.369	0,86	18,97	0,99
	<i>Luzula forstieri</i>	Esférico	1,35	9.709	0,86	18,86	0,99
	<i>Pteridium aquilinum</i>	Esférico	0,84	10.689	0,92	17,61	0,96
Parcela medio	<i>Arenaria montana</i>	Esférico	0,664	1.879	0,65	10,03	0,96
	<i>Festuca rubra</i>	Esférico	2,88	6.228	0,54	16,67	0,92
	<i>Galium rotundifolium</i>	Esférico	1.213	4,21	0,71	7,37	0,95
	<i>Luzula forstieri</i>	Esférico	2,96	14,68	0,8	24,12	0,99
	<i>Pteridium aquilinum</i>	-	-	-	-	-	-
Parcela inferior	<i>Arenaria montana</i>	Esférico	0,359	1.352	0,73	8,32	0,85
	<i>Festuca rubra</i>	Esférico	0,63	6,447	0,9	11,37	0,99
	<i>Galium rotundifolium</i>	Esférico	0,681	1,84	0,63	9,51	0,97
	<i>Luzula forstieri</i>	Esférico	0,516	1,889	0,73	9,79	0,94
	<i>Pteridium aquilinum</i>	Esférico	0,54	9.089	0,94	16,58	0,98

La heterogeneidad espacial de la cobertura de *A. montana* presentó valores de rango inferiores a 11 m frente a los valores de las otras cuatro especies, llegando a rangos de 24 m.

El porcentaje de unidades de muestreo donde *A. montana* estuvo ausente fue mayor en la parcela inferior, con un 37,7 % de ausencias. En la parcela del medio se observó en la mayoría de las cuadrículas, estando ausente sólo en el 9,5 % de los casos. El patrón espacial de distribución de esta especie fue agregado en la parcela superior, pero en el resto de parcelas su distribución espacial no fue significativa (Tabla 3.5).

F. rubra por el contrario alcanzó su máxima presencia en la parcela superior, con sólo un 0,7 % de ausencias, frente al 36 % en la parcela inferior, donde tuvo su menor presencia. El patrón de distribución de esta especie también fue agregado, con índices I_a , V_i y V_j siempre superiores a 1,8 (en valores absolutos) (Tabla 3.5).

Tabla 3.5: Resumen del análisis de SADIE para la cobertura de herbáceas y la humedad del suelo medida en dos momentos del año (marzo y junio de 2004). Los datos representan I_a : índice de agregación, V_i : media del índice de agrupación para las manchas y V_j : media del índice de agrupación para los claros. El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestra entre paréntesis, los valores significativos se indican en negrita ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$). No se consideraron los patrones espaciales de *Pteridium aquilinum* en la parcela del medio por no tener suficientes presencias.

		I_a	V_i	V_j
<i>Arenaria montana</i>	Sup	1,63 (0,003)	0,43 (< 0,001)	-1,62 (0,042)
	Med	1,23 (0,08)	1,08 (0,219)	-1,21 (0,09)
	Inf	1,13 (0,183)	0,99 (0,415)	-1,08 (0,246)
<i>Festuca rubra</i>	Sup	2,07 (< 0,001)	2,09 (< 0,001)	-1,89 (< 0,001)
	Med	2,26 (< 0,001)	1,91 (< 0,001)	-2,05 (< 0,001)
	Inf	2,21 (< 0,001)	1,90 (< 0,001)	-2,13 (< 0,001)
<i>Galium rotundifolium</i>	Sup	2,70 (< 0,001)	2,90 (< 0,001)	-2,70 (< 0,001)
	Med	1,93 (< 0,001)	1,73 (< 0,001)	-1,92 (< 0,001)
	Inf	1,25 (0,083)	1,27 (0,060)	-1,26 (0,78)
<i>Luzula forsteri</i>	Sup	2,97 (< 0,001)	2,61 (< 0,001)	-3,10 (< 0,001)
	Med	2,95 (< 0,001)	3,04 (< 0,001)	-2,81 (< 0,001)
	Inf	1,35 (0,04)	1,31 (0,042)	-1,33 (0,041)
<i>Pteridium aquilinum</i>	Sup	3,20 (< 0,001)	3,07 (< 0,001)	-2,80 (< 0,001)
	Med	-	-	-
	Inf	2,46 (< 0,001)	2,55 (< 0,001)	-2,48 (< 0,001)

G. rotundifolium también tuvo un mayor porcentaje de ausencias en la parcela inferior superando el 70 %. Los valores medios obtenidos para los índices I_a , V_i y V_j fueron superiores a 1,7 (en valores absolutos). En la parcela inferior estos índices no fueron significativos. Los índices fueron superiores a los obtenidos para *F. Rubra* en la parcela superior (Tabla 3.5).

Los índices I_a , V_i y V_j para *L. forsteri* fueron superiores a los de *F. rubra* y *G. rotundifolium* en la parcela superior y media, pero no en la inferior, debido a que el patrón de distribución de esta especie en esta parcela estuvo menos agregado que en las otras ($I_a > 1,3$). Esta especie se observó en más del 80 % de las unidades de muestreo de la parcela del medio, y tuvo menos presencias en la parcela superior, con un 69,2 % de ausencias (Tabla 3.5).

El porcentaje de cuadrículas donde *P. aquilinum* estuvo ausente fue mayor en la parcela del medio, superando el 90 %, a diferencia de las parcelas superior e inferior donde el porcentaje osciló entre el 30 y el 70 %. Esta especie presentó un patrón espacial de distribución fuertemente agregado en las parcelas superior e inferior, con valores medios de los índices I_a , V_i y V_j superiores a 2,4 (en valores absolutos). *P. aquilinum* presentó un mayor nivel de agregación en la parcela superior que en la inferior (Tabla 3.5).

Los mapas de V de las especies seleccionadas mostraron una distribución en manchas y claros en todas las parcelas. *A. montana* fue la especie que presentó un patrón espacial menos agregado, de las cinco especies estudiadas. *F. rubra* presentó en todas las parcelas un mosaico de manchas y claros, siendo su distribución espacial muy agregada en todos los casos. *G. rotundifolium* presentó un nivel de agregación alto, sobre todo en la parcela superior. Los mapas de agrupación de esta especie mostraron zonas de manchas y claros bien diferenciadas, en las parcelas superior y media (Figura 3.4).

Los mapas de *L. forsteri* reflejaron también un alto nivel de agrupación en todas las parcelas, acentuándose en la parcela del medio. Para el caso de *P. aquilinum*, en la parcela superior, se observó una zona de manchas en el lateral superior derecho y una zona de claros en el lateral inferior izquierdo. En la parcela inferior la zona de manchas se localizó principalmente en el lateral inferior izquierdo (Figura 3.4).

5. Relación de la vegetación herbácea con la radiación lumínica y la humedad del suelo

La disponibilidad de luz se relacionó negativamente con la altura, cobertura, riqueza y diversidad de especies herbáceas en las parcelas superior e inferior. Estas relaciones no fueron significativas para la parcela del medio. Existió una relación positiva entre el número de destellos de sol y la riqueza y diversidad de especies, siendo esta relación negativa para la duración de los destellos de sol. LAI_{efectivo} se relacionó positivamente con la altura, cobertura, riqueza y diversidad de especies en la parcela superior, y en la parcela inferior sólo con la cobertura, riqueza y diversidad. Sólo en la parcela superior se observó una relación positiva entre $GndCover$ y la vegetación herbácea (Tabla 3.4).

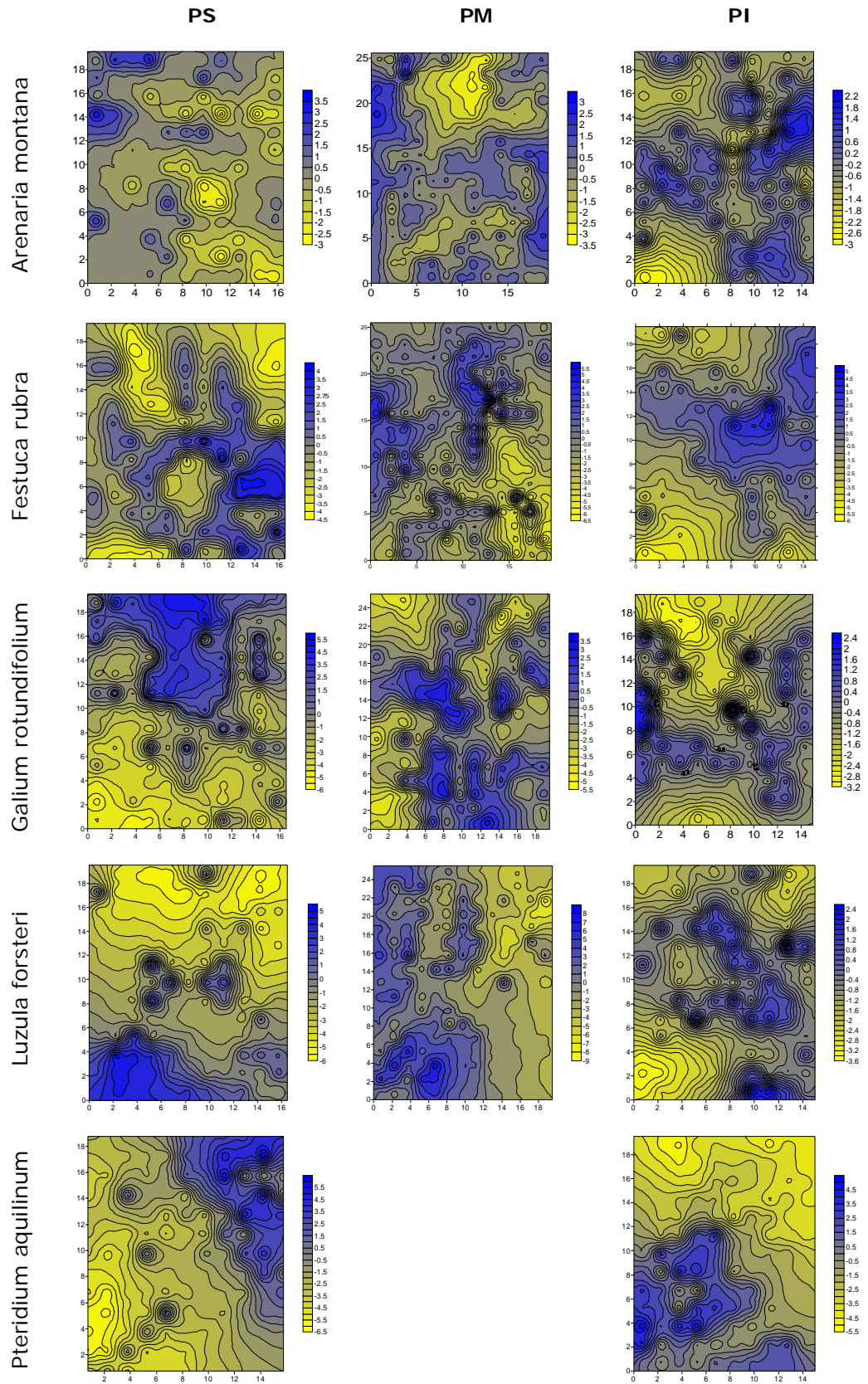


Figura 3.4: Mapas del índice de agrupación (V) de las cinco especies seleccionadas. PS: parcela superior, PM: parcela del medio y PI: parcela inferior.

Las relaciones entre la humedad del suelo en los meses de marzo y junio con la altura, cobertura, riqueza y diversidad de especies herbáceas no fueron significativas en ninguna parcela, salvo con la diversidad en la parcela superior y con la altura en la parcela del medio (Tabla 3.4).

Tabla 3.4: Coeficientes de correlación (Coeficiente de Spearman) entre las variables lumínicas (VisSky, ISF, DSF, GSF, número y duración de los destellos de sol) y de humedad edáfica, con las variables estructurales de las comunidades herbáceas: altura (cm), cobertura (%), riqueza específica (nº de especies) y diversidad (Índice de Shannon). El código de asteriscos indica: *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$, sin asterisco $p > 0,05$. (n = 143, 221 y 130, en parcela superior, media e inferior respectivamente).

		Altura	Cobertura	Riqueza	Diversidad
Parcela superior	Humedad suelo marzo	-0,01	-0,07	-0,04	0,06
	Humedad suelo junio	0,04	0,05	0,11	0,17*
	VisSky	-0,26 **	-0,34 ***	-0,30 ***	-0,29 ***
	ISF	-0,23 **	-0,29 ***	-0,26 ***	-0,26 ***
	DSF	-0,19 *	-0,35 ***	-0,43 ***	-0,37 ***
	GSF	-0,20 *	-0,34 ***	-0,42 ***	-0,37 ***
	LAI efectivo	0,26 **	0,36 ***	0,33 ***	0,30 ***
	GndCover	0,20 *	0,25 **	0,24 **	0,23 **
	Nº Destellos	0,00	0,04	0,29 ***	0,24 **
	Duración destellos	-0,15	-0,17 *	-0,37 ***	-0,34 ***
Parcela medio	Humedad suelo marzo	0,01	0,01	0,04	0,05
	Humedad suelo junio	-0,14 *	0,10	-0,12	-0,06
	VisSky	-0,01	-0,01	-0,13	-0,08
	ISF	-0,09	0,02	-0,21 ***	-0,10
	DSF	0,08	-0,09	-0,12	-0,07
	GSF	0,06	-0,08	-0,13	-0,08
	LAI efectivo	-0,01	0,02	0,09	0,06
	GndCover	0,08	0,02	0,13	0,08
	Nº Destellos	-0,12	-0,00	0,03	0,07
	Duración destellos	0,09	0,01	-0,01	-0,06
Parcela inferior	Humedad suelo marzo	-0,09	-0,09	-0,07	-0,03
	Humedad suelo junio	0,02	-0,01	-0,03	-0,08
	VisSky	-0,03	-0,41 ***	-0,26 **	-0,28 **
	ISF	-0,04	-0,30 ***	-0,22 **	-0,19 *
	DSF	-0,19 **	-0,43 ***	-0,38 ***	-0,27 **
	GSF	-0,17	-0,43 ***	-0,38 ***	-0,27 **
	LAI efectivo	0,03	0,45 ***	0,29 **	0,32 ***
	GndCover	0,05	0,06	0,12	0,02
	Nº Destellos	0,08	0,06	0,14	0,05
	Duración destellos	-0,03	-0,20 *	-0,22 *	-0,18 *

6. Relaciones espacialmente explícitas de la vegetación herbácea con la radiación lumínica y la humedad del suelo

El patrón espacial de la altura, riqueza, diversidad y cobertura de la vegetación herbácea se correlacionó negativamente con el ambiente lumínico en la parcela inferior. Estas relaciones también se observaron en la parcela superior pero sólo para la cobertura, y la diversidad. Por el contrario en la parcela del medio no se observó ninguna relación significativa entre el patrón espacial de la vegetación herbácea y el ambiente lumínico, excepto la relación negativa entre la riqueza de especies y la luz difusa (Tabla 3.6).

La relación entre el patrón espacial de la humedad del suelo medida a finales del invierno (mes de marzo) y la riqueza de especies fue negativa en la parcela superior, en el resto de las parcelas no fue significativa aunque se mantuvieron los signos. También en la parcela superior la diversidad de especies se relacionó positivamente con la humedad del suelo medida a principios del verano (mes de junio). La altura y cobertura de la vegetación herbácea no se relacionaron con el patrón espacial de la humedad del suelo en ninguna parcela ni en ninguno de los momentos del año en el que se midió la humedad (Tabla 3.6)

Tabla 3.6: Matriz de correlaciones entre los índices de agregación (*V*) de la altura, cobertura, riqueza y diversidad de la vegetación herbácea, y las variables de radiación lumínica y humedad edáfica en las parcelas experimentales. El nivel de significación se muestra entre paréntesis. Los valores significativos ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$) se indican en negrita.

		Altura	Cobertura	Riqueza	Diversidad
Parcela superior	ISF	-0,0774 (0,7900)	-0,4006 (0,9998)	-0,2133 (0,9663)	-0,2346 (0,9961)
	DSF	-0,1183 (0,9074)	-0,4507 (0,9997)	-0,2897 (0,9567)	-0,3458 (0,9941)
	GSF	-0,1354 (0,9318)	-0,4803 (0,9998)	-0,2639 (0,9382)	-0,3537 (0,9961)
	Humedad suelo marzo	0,0041 (0,4824)	0,0244 (0,3941)	-0,3006 (0,9993)	0,0510 (0,2953)
	Humedad suelo junio	0,1719 (0,0357)	0,0147 (0,4428)	-0,1014 (0,8476)	0,2008 (0,0142)
Parcela medio	ISF	-0,1229 (0,9080)	-0,0413 (0,7214)	-0,2444 (0,9918)	-0,0574 (0,7914)
	DSF	0,1860 (0,0192)	-0,0994 (0,895)	-0,0126 (0,5522)	0,0735 (0,2070)
	GSF	0,1399 (0,0632)	-0,0983 (0,8934)	-0,0682 (0,7741)	0,0376 (0,3388)
	Humedad suelo marzo	0,0223 (0,3788)	-0,0590 (0,0786)	-0,1281 (0,9489)	-0,0093 (0,5436)
	Humedad suelo junio	-0,1507 (0,9637)	0,0851 (0,1657)	-0,1717 (0,9667)	-0,7990 (0,855)
Parcela inferior	ISF	0,0263 (0,3930)	-0,1811 (0,9592)	-0,3075 (0,9979)	-0,2552 (0,9862)
	DSF	-0,3004 (0,9941)	-0,4272 (0,9996)	-0,5875 (> 0,9999)	-0,4882 (0,9998)
	GSF	-0,3342 (0,9968)	-0,4376 (0,9996)	-0,5927 (> 0,9999)	-0,5093 (0,9998)
	Humedad suelo marzo	-0,0327 (0,6491)	-0,0892 (0,8396)	-0,0444 (0,6899)	-0,0798 (0,7971)
	Humedad suelo junio	0,1022 (0,1382)	-0,1325 (0,8993)	-0,1247 (0,8788)	-0,1244 (0,8622)

El estudio de las relaciones entre el patrón espacial de distribución de tres de las cinco especies seleccionadas (*A. montana*, *F. rubra* y *L. forsteri*) y el ambiente lumínico mostró en la parcela inferior las mismas relaciones negativas que se observaron para la cobertura total de la vegetación herbácea. Por el contrario *P. aquilinum* en esta parcela mostró una asociación positiva con la luz directa y GSF (Tabla 3.7).

En la parcela del medio sólo *G. rotundifolium* mostró una clara disociación con la radiación lumínica, mientras que *F. rubra* y *L. forsteri* mostraron una asociación positiva con la luz difusa. En la parcela superior, aunque la cobertura total de herbáceas estuvo disociada con la radiación lumínica, se observaron distintos comportamientos en función de las especies. Así *F. rubra* y *L. forsteri* mostraron una clara asociación con la radiación lumínica, mientras que *G. rotundifolium* y *P. aquilinum* estuvieron disociadas (Tabla 3.7).

Estas relaciones se confirman con los mapas de asociación local. Sólo se muestran algunos casos de asociaciones locales, ya que ISF, DSF y GSF están correlacionadas entre sí (Figura 3.5).

En la parcela superior y del medio las asociaciones observadas entre el patrón espacial de la humedad del suelo y la cobertura fueron positivas para *F. rubra*, *G. rotundifolium* y *L. forsteri*. En la parcela inferior por el contrario *A. montana* mostró disociación con la humedad del suelo medida a finales del invierno (mes de marzo) (Tabla 3.7).

No se observaron relaciones significativas entre el patrón espacial de distribución de *P. aquilinum* y la humedad del suelo en marzo y junio (Tabla 3.7).

Tabla 3.7: Matriz de correlaciones entre los valores del índice de agrupación (*V*) de la cobertura específica de *A. montana*, *F. rubra*, *G. rotundifolium*, *L. forsteri* y *P. aquilinum* y las variables de radiación lumínica y humedad edáfica. El nivel de significación se muestra entre paréntesis. Los valores significativos ($p < 0,025$ ó $p > 0,975$) se indican en negrita.

		<i>A. montana</i>	<i>F. rubra</i>	<i>G. rotundifolium</i>	<i>L. forsteri</i>	<i>P. aquilinum</i>
Parcela superior	VisSky	-0,0520 (0,7109)	0,2512 (0,0054)	-0,3433 (0,9989)	0,3864 (0,0003)	-0,5097 (> 0,9999)
	ISF	-0,0114 (0,5517)	0,3080 (0,0009)	-0,3463 (0,9996)	0,3270 (0,0009)	-0,5012 (> 0,9999)
	DSF	-0,0094 (0,5417)	0,2937 (0,0025)	-0,5062 (> 0,9999)	0,5447 (< 0,0001)	-0,5452 (> 0,9999)
	GSF	-0,0411 (0,6762)	0,2647 (0,0051)	-0,4910 (> 0,9999)	0,5444 (< 0,0001)	-0,5719 (> 0,9999)
	LAI	0,0611 (0,2519)	-0,2800 (0,9966)	0,4008 (0,0001)	-0,4171 (> 0,9999)	0,5097 (< 0,0001)
	GndCover	-0,0044 (0,5118)	-0,2864 (0,9976)	0,2720 (0,0056)	-0,3039 (0,9973)	0,3754 (0,0006)
	Humedad suelo marzo	-0,1285 (0,9316)	0,089 (0,290)	0,0398 (0,3344)	0,2400 (0,0040)	-0,0646 (0,7440)
	Humedad suelo junio	-0,1009 (0,8613)	0,140 (0,094)	0,1548 (0,0482)	-0,164 (0,051)	-0,0461 (0,6761)
Parcela medio	VisSky	0,0081(0,4605)	0,1409 (0,0774)	-0,3542 (> 0,9999)	0,0665 (0,2809)	-
	ISF	0,0495(0,2940)	0,2298 (0,0154)	-0,3491 (> 0,9999)	0,2381 (0,0198)	-
	DSF	-0,0951 (0,8291)	0,0317 (0,3646)	-0,3842 (> 0,9999)	-0,1669 (0,9394)	-
	GSF	-0,0584 (0,7171)	-0,0318 (0,3635)	-0,3818 (> 0,9999)	-0,1107 (0,8389)	-
	LAI	-0,0215 (0,6028)	-0,0930 (0,8359)	0,3584 (< 0,0001)	-0,0296 (0,6097)	-
	GndCover	-0,1422 (0,9240)	-0,0972 (0,8083)	0,3420 (< 0,0001)	-0,1340 (0,8589)	-
	Humedad suelo marzo	-0,0735 (0,8202)	0,1360 (0,0430)	-0,0738 (0,8274)	-0,011 (0,867)	-
	Humedad suelo junio	-0,1036 (0,8652)	0,099 (0,142)	0,0522 (0,2689)	0,3420 (0,0001)	-
Parcela inferior	VisSky	-0,3597 (> 0,9999)	-0,2791 (0,9976)	-	-0,4687 (> 0,9999)	-0,0558 (0,7054)
	ISF	-0,1495 (0,9370)	-0,2519 (0,9948)	-	-0,3191 (0,9986)	0,1773 (0,0374)
	DSF	-0,2705 (0,9976)	-0,4443 (0,9997)	-	-0,3955 (0,9998)	0,5410 (< 0,0001)
	GSF	-0,3004 (0,9980)	-0,4670 (> 0,9999)	-	-0,1774 (0,9495)	0,5553 (< 0,0001)
	LAI	0,3219 (< 0,0001)	0,3454 (0,0001)	-	0,4320 (< 0,0001)	0,0122 (0,4550)
	GndCover	0,0488 (0,2908)	0,2229 (0,0270)	-	0,2084 (0,0190)	-0,1970 (0,9481)
	Humedad suelo marzo	-0,2305 (0,9901)	-0,074 (0,400)	-	0,036 (0,683)	-0,0896 (0,8384)
	Humedad suelo junio	-0,0763 (0,7683)	0,034 (0,697)	-	0,010 (0,906)	-0,1003 (0,8387)

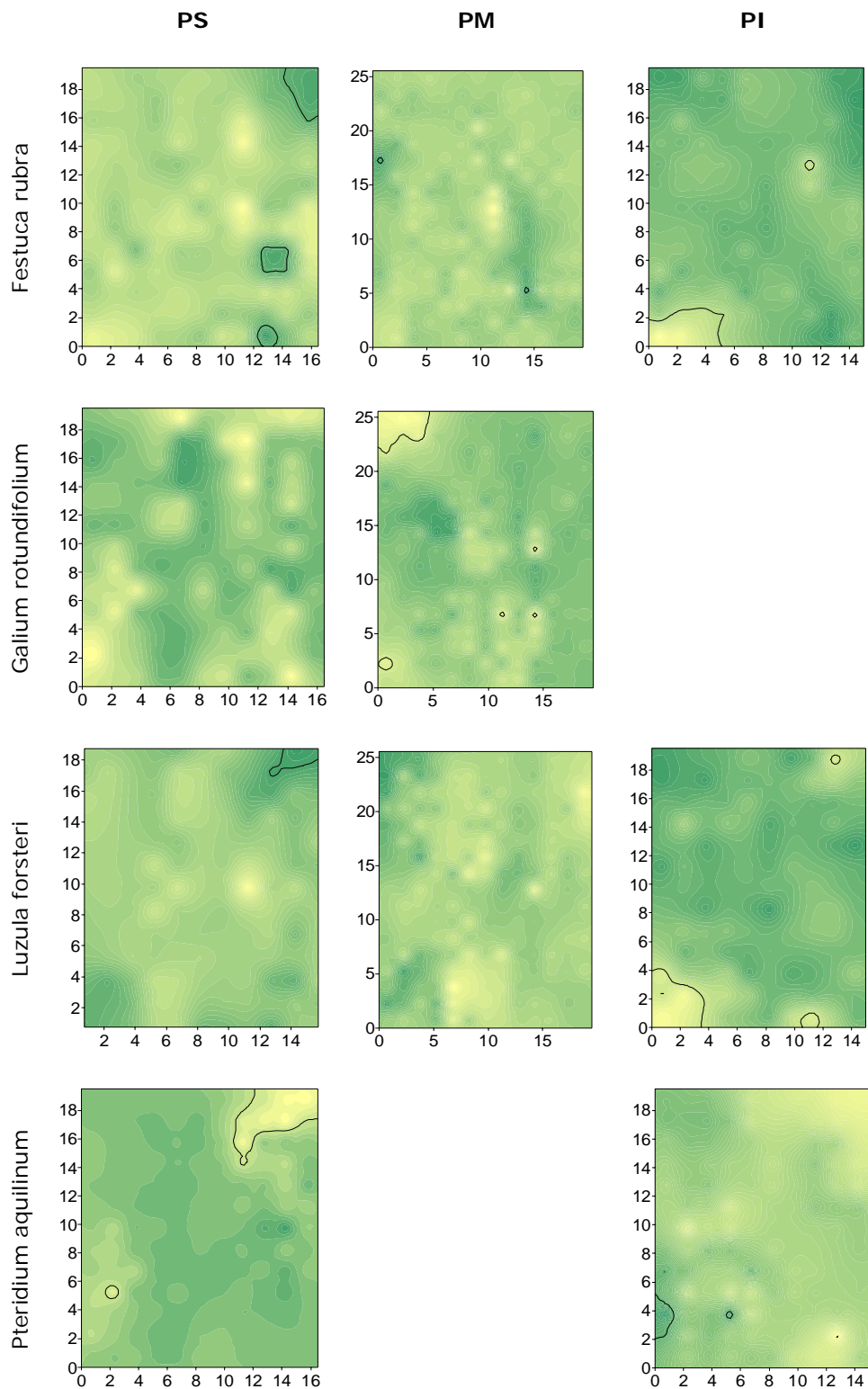


Figura 3.5: Mapa de asociación local entre la luz difusa (ISF) y la cobertura específica de *Festuca rubra*, *Galium rotundifolium*, *Luzula forsteri* y *Pteridium aquilinum* en la parcelas experimentales. Las áreas de color amarillo indican asociación negativa y las verdes asociación positiva, estando rodeadas de una línea negra cuando esta fue significativa ($p < 0,05$). PS: parcela superior, PM: Parcela del medio y PI: parcela inferior.

IV. DISCUSIÓN

La disponibilidad de luz en el sotobosque, así como la altitud de las parcelas se relacionaron significativamente con la riqueza y cobertura de la vegetación herbácea. La temperatura, asociada a la altitud, se considera uno de los factores más importantes que condicionan significativamente la composición y desarrollo vegetal (North *et al.* 2005). Así, al disminuir la altitud la cobertura, riqueza y diversidad de las especies herbáceas presentes en el sotobosque incrementaron gradualmente.

La humedad del suelo, por el contrario, no se relacionó significativamente con la vegetación herbácea en las parcelas del medio e inferior, pero sí en la parcela superior, aunque estas últimas correlaciones fueron muy bajas. El hecho de que la humedad del suelo superase el 20 % en todos los casos estudiados, unido al carácter dinámico del agua (Valladares *et al.* 2005), explican esta independencia de las variables. Las comunidades vegetales responden ante situaciones de estrés cuando los valores de humedad en el suelo no superan el 10-15 % (Valladares *et al.* 2005, Valladares y Pearcy 2002). Por el contrario, en suelos arenosos con condiciones de humedad por encima de dicho umbral estas respuestas no son claras (Valladares y Pearcy 2002). La disponibilidad de agua en el suelo depende de las características edáficas, principalmente de la porosidad, profundidad de la roca madre, cantidad del desfronde acumulado, temperatura y uso de la tierra (González y López Arias 1994). El suelo del pinar estudiado se caracterizó por la presencia de sustratos homogéneos de gneises con afloramientos de cuarcitas, suelos de gran profundidad, porosos y con alto contenido de materia orgánica (García del Barrio 2000). Estas características hicieron que se conservase la humedad del suelo durante la mayor parte del año. Sólo en la parcela superior se encontró correlación positiva entre la humedad del suelo y la diversidad de especies. En esta parcela los suelos fueron menos húmedos que en las otras parcelas, lo que pudo hacer que pequeñas diferencias en la disponibilidad de agua, y otras variables como la temperatura o los nutrientes del suelo influyeran en estas relaciones (Frelich *et al.* 2003).

La riqueza y cobertura de especies se correlacionaron negativamente con la disponibilidad de luz en el sotobosque. El efecto que la radiación lumínica ejerce evaporando el agua del suelo hace que los ambientes más luminosos tengan menos humedad en el suelo, y no favorezcan el desarrollo y presencia de las especies con requerimientos significativos de agua (Pausas y Austin 2001, Saldaña y Lusk 2003). Estas relaciones negativas explicarían la disminución de cobertura y riqueza en los ambientes más luminosos del sotobosque del pinar, aunque las correlaciones observadas en el pinar de Valsaín entre el ambiente lumínico y la humedad del suelo no fueron altas (coeficiente de correlación: $r < -0,2$, $p > 0,05$). Estas relaciones negativas también han sido descritas por otros autores para la vegetación herbácea en pinares mixtos en

California (North *et al.* 2005), donde se observó un aumento de la riqueza y cobertura de especies en los lugares con baja luz directa.

La diversidad vegetal del sotobosque del pinar del Valsaín no fue muy alta, si se compara con otras formaciones de climas tropicales o subtropicales (índice de Shannon 0,8 vs 2,6) (Pla y Matteucci 2001). Sin embargo, fue superior a la observada en otras formaciones de pinares mixtos de regiones mediterráneas (0,8 vs 0,4) de Sierra Nevada y California (North *et al.* 2005).

Las relaciones positivas encontradas para la cobertura con la riqueza y la diversidad de especies en la parcela inferior indicaron mayor nivel de desarrollo de estas comunidades vegetales en la parcela inferior que en las otras parcelas (Arnthórsdóttir 1994, Austrheim y Ericsson 2001, Martínez-Alonso y Valladares 2003). Además, estas relaciones también indicaron la influencia del ambiente lumínico sobre las comunidades vegetales, ya que en la parcela del medio, donde la radiación fue menor del 40 %, no se observaron estas correlaciones (Liira y Zobel 2000).

La disponibilidad de radiación lumínica en el sotobosque fue la variable que más influyó en la presencia y ausencia de las especies herbáceas del sotobosque. Por ejemplo, la relación negativa observada entre *G. rotundifolium* y la radiación lumínica se debió a la naturaleza de la propia especie, ya que prefiere zonas húmedas y umbrosas (Martínez 1999). Esto explicaría su baja presencia en la parcela inferior, siendo esta parcela la más luminosa. Otras especies como *P. aquilinum*, especie invasora propia de zonas de claros (Pakeman *et al.* 2005), estuvo prácticamente ausente en la parcela del medio, que fue la más oscura. Sin embargo se observó una asociación positiva entre esta especie y el ambiente lumínico en la parcela inferior, donde la radiación lumínica superó el 40 %. Esta relación con la luz directa y GSF, confirma su preferencia por zonas bien iluminadas dentro del sotobosque, y su papel como especie pionera en la colonización de claros cuando se producen aperturas en el dosel (Pakeman *et al.* 2005). Esta especie además, presentó una estructura espacial mucho mayor que el resto de las especies observadas (> 0,9).

La presencia y abundancia de especies como *A. montana* o *F. rubra* confirman el carácter silicícola de los pastos estudiados. Estos hemicriptófitos de amplia distribución en pinares silicícolas del Sistema Central (Martínez 1999), son especies características de los pinares de montaña. *Festuca rubra* es una especie resistente al frío y que tolera bien la sombra (Martínez 1999, Rivas-Martínez *et al.* 1990), por eso se observó la menor heterogeneidad espacial en la parcela inferior, donde su rango fue de 11 m frente a los 16-19 m de las parcelas del medio y superior.

La heterogeneidad del dosel condiciona de manera significativa el estrato herbáceo (Castillo *et al.* 2003). Los cambios en el dosel tienden a ser dinámicos, influyendo de forma local y a corto plazo en la distribución de la vegetación (Arévalo y Fernández-Palacios 2004). Si sólo nos fijamos en las diferencias producidas por las exposiciones contrastadas de solana y umbría, estos cambios son mucho más

persistentes, teniendo condiciones de radiación, temperatura y humedad constantes durante largos periodos de tiempo (Frelich *et al.* 2003, García del Barrio 2000). Estas condiciones constantes favorecen que las influencias entre el ambiente abiótico y la vegetación determinen la presencia o ausencia de especies a largo plazo. Por el contrario, en situaciones como las estudiadas, donde el factor exposición no afecta, ya que todas las parcelas presentaron la misma orientación, los cambios en las variables ambientales se deben principalmente a cambios producidos en el dosel. Estos cambios tienden a ser más dinámicos en el tiempo, lo que provoca que las respuestas de la vegetación no sean tan visibles a corto plazo (Zamora *et al.* 2004).

La utilización de herramientas espaciales como las descritas en este trabajo permiten el estudio de la estructura espacial del sotobosque y de variables ambientales, de forma rápida y sencilla (Maestre 2003), aportando información sobre el estado de desarrollo de las comunidades vegetales y sus relaciones espaciales con el ambiente.

Conclusiones

Los resultados de las experiencias realizadas mostraron diferencias en la vegetación herbácea del sotobosque provocadas por la altitud y la radiación lumínica. La humedad del suelo, contrariamente a lo esperado, no influyó significativamente en la estructura espacial y composición de la vegetación, ya que los umbrales superaron en todos los casos el 20 % durante el periodo de estudio. Los patrones espaciales de la vegetación herbácea sí se relacionaron con el ambiente lumínico, llegando a influir en la presencia o ausencia de especies. La riqueza y cobertura de la vegetación herbácea se relacionaron negativamente con la disponibilidad de luz en el sotobosque. Las zonas más iluminadas del sotobosque presentaron un mayor desarrollo de la comunidad vegetal. Algunas especies como el helecho águila (*P. aquilinum*) mostró mayor estructura espacial en los lugares más luminosos, observándose una correlación positiva entre dichas variables.

V. BIBLIOGRAFÍA

- Arévalo, J. R. & Fernández-Palacios, J. M.** (1998). Treefall gap characteristics and regeneration in the laurel forest of Tenerife. *Journal of Vegetation Science* 9: 297-306.
- Arnthórsdóttir, S.** (1994). Colonisation of experimental patches in a mown grassland. *Oikos*, 70: 73-79.
- Austrheim, G. & Eriksson, O.** (2001). Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains-patterns and processes at different spatial scales. *Ecography* 24: 683-695.
- Canham, C.** (1989). Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.
- Carson, W. P. & Pickett, S. T. A.** (1990). Role of resources and disturbance in the organization of an old-field plant community. *Ecology* 71: 226-238.
- Castillo, F. J., Imbert, J. B., Blanco, J. A., Traver, C. & Puertas, F.** (2003). Gestión sostenible de masas de pino silvestre en el Pirineo Navarro. *Ecosistemas* 2003/3 ([URL://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion3.htm](http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion3.htm)).
- Castro, J., Zamora, R. & Hódar, J. A.** (2002b). Mechanisms blocking Scots pine colonisation of meadows in a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 13: 725-731.
- Da Silva, F. F., Wallach, R., Polar, A. & Chen, Y.** (1998). Measuring water content of soil substitutes with Time-domain reflectometry (TDR). *Journal of American Society of Horticultural Science* 123 (4): 734-737.
- Denslow, J.** (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- Díaz, M., Pulido, F. J. & Marañón, T.** (2003). Diversidad biológica en los bosque mediterráneos ibéricos: relaciones con el uso humano e importancia para a sostenibilidad de los sistemas adhesionados. En *Beneficios comerciales y ambientales de la repoblación y la regeneración de arbolado del monte mediterráneo*. (Ed. Campos, P. y Montero, G.). CIFOR-INIA, Madrid, España.
- Ettema, D. H. & Wardle, D. A.** (2002). Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17:177-183.
- Frelich, L. E., Machado, J. L. & Reich, P. B.** (2003). Fine-scale environmental variation and structure of understorey plant communities in two old-growth pine forests. *Journal of Ecology* 9:283-293.
- García del Barrio, J. M.** (2000). Compartimentos y flujos de biomasa y nutrientes en un pinar de *Pinus sylvestris* L. en el monte de Valsaín. *Monografías INIA: Forestal* 2: 178.
- García Rollán, M.** (1981). *Claves de la Flora de España (Península y Baleares)*.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J. & Baraza, E.** (2004). Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.

- González, F. & López Arias, M.** (1994). Evolución del contenido hídrico del suelo en una masa adulta de *Pinus sylvestris* L. en el centro de España. Actas del III Congreso Forestal Nacional. Figueira da Foz (Portugal). Tomo I: 316-320.
- Gracia, C.** (1984). Response of the evergreen oak to the incident radiation at the Montseny (Barcelona, Spain). Bulletin Societe Botanique Francaise 131 (1984) 595-597.
- Gratani, L.** (1997). Canopy structure, vertical radiation profile and photosynthetic function in a *Quercus ilex* evergreen forest. Photosynthetica 33:139-149.
- Gray, A. N. & Spies, T. A.** (1995). Water content measurement in forest soils and decayed wood using time domain reflectometry. Canadian Journal of Forest Research 25: 376-385.
- Gray, A. N., Spies, T. A. & Ester, M. J.** (2002b). Microclimate and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. Canadian Journal Forest Response 25: 376-385.
- Halpern, C. B. & Spies, T. A.** (1995). Plant species diversity in natural and management forests of the Pacific Northwest. Ecology Applied 5:913-934.
- Henry, M., Stevens, H. & Carson, W. P.** (2002). Resource quantity, not heterogeneity maintains plant diversity. Ecology Letters 5: 420-426.
- Júdez, L.** (1993). Métodos estadísticos para su aplicación en agricultura. Monografía. ETSI Agrónomos. Madrid, 344 pp.
- Kohl, M. & Gertner, G.** (1997). Geostatistic in evaluating forest damage surveys: Considerations on methods for describing spatial distributions. Forest Ecology and Management 95: 131-140.
- Maestre, F.** (2002). La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, Alicante: 365.
- Maestre, F.** (2003). Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. Revista Chilena de Historia Natural 76: 35-46.
- Martínez-Alonso, C. & Valladares, F.** (2002). La pendiente y el tipo de talud alteran la relación entre la riqueza de especies y la cobertura de las comunidades de herbáceas. Ecología 16: 59-71.
- Martínez, F.** (1999). Los bosques de *Pinus sylvestris* L. del sistema central español. Distribución, historia, composición florística y tipología. Tesis doctoral, UCM. Madrid.
- McCune, B. & Grace, J. B.** (2002). Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, 300 pp.
- Milbau, A., Nijs, I., De Raedemaeker, F., Reheul, D. & De Cauwer, B.** (2005). Invasion in grassland gaps: the role of neighbourhood richness, light availability and species complementarity during two successive years. Functional Ecology 19: 27-37.
- Montes, F., Sánchez, M., del Río, M. & Canellas, I.** (2005). Using historic management records to characterize the effects of management on the structural diversity of forests. Forest Ecology and Management 207: 279-293.
- North, M., Chen, J., Oakley, B., Rudnicki, M., Gray, A. & Innes, J.** (2004). Forest stand structure and pattern of old-growth western hemlock/Douglas-fir and mixed-conifer forests. Forests Science 50:299-310.

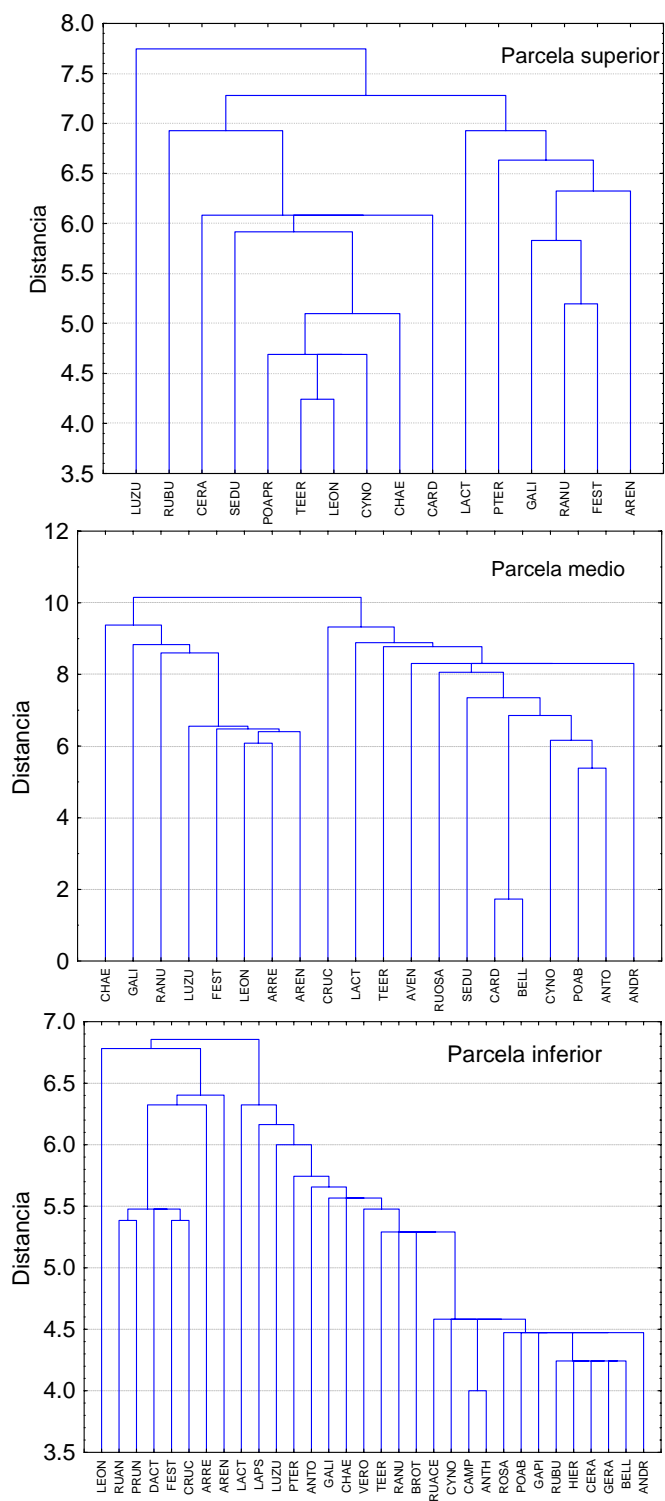
- North, M., Oakley, B., Fiegener, R., Gray, A. & Barbour, M.** (2005). Influence of light and soil moisture mixed-conifer understory communities. *Plant Ecology* 177: 13-24.
- Liira, J. & Zobel, K.** (2000). The species richness-biomass relationship in herbaceous plant communities: what difference does the incorporation of root biomass data make?. *Oikos* 91: 109-114.
- Pakeman, R. J., Small, J. L., Le Duc, M. G. & Marrs, R. H.** (2005). Recovery of Moorland vegetation after aerial spraying of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) with asulam. *Restoration Ecology* 13 (4): 718-724.
- Perry, J. N.** (1998). Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008-1017.
- Pausas, J. G. & Austin, M. P.** (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.
- Pausas, J. G.** (1994). Species richness patterns in the understory of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 517-524.
- Pla, L. & Matteucci, S. D.** (2001). Intervalos de confianza bootstrap del índice de biodiversidad de Shannon. *Revista de la Facultad de Agronomía de Chile*: 18: 222-234.
- Ritter, E., Dalsgaard, L. & Einhorn, K. S.** (2005) Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 206, 15-33.
- Rivas-Martínez, S., Fernández-González, F. & Sánchez-Mata, D.** (1990). Vegetación de la Sierra de Guadarrama. *Itinera Geobotanica*. 4: 3-132.
- Saldaña, A. & Lusk, C. H.** (2003). Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 639-650.
- Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P. & Kaillio, R.** (2000). Forest of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132: 97-109.
- Schnitzer, S. A. & Carson, W. P.** (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82 (4): 913-919.
- Shannon, C. E.** (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 379-423, 623-656.
- Shupp, E., Howe, H., Augspurger, C. & Levey, D.** (1989). Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Steel, R. G. & Torrie, J. H.** (1989). *Bioestadística: principios y procedimientos*. Segunda edición. McGraw-Hill, México. 622 pp.
- Sullivan, T. P., Sullivan, D. S., Lindaren, P. M. F. & Boateng, J. O.** (2002). Influence of conventional and chemical thinning on stand structure and diversity of plant and mammal communities in young lodgepole pine forest. *Forest Ecology and Management* 170: 173-187.
- Topp, G. C. & Davis, J. L.** (1985). Measurement of soil water content using time-domain reflectometry (TDR): a field evaluation. *Soil Science Society of America Journal* 49: 19-24.
- Valladares, F.** (2003). Light heterogeneity and plant: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: Esser K., Lüttge, U. Beyschlag, W., Hellwig, F. (Eds.). *Progress in Botany*. Heidelberg: Springer-Verlag, 439-471 pp.

- Valladares, F., Allen, M. T. & Pearcy, R. W.** (1997). Photosynthetic response to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D. & Pearcy, R. W.** (2005). Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* 56 (411): 483-494.
- Valladares, F. & Guzmán, B.** (2006). Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in abandoned Holm oak woodlands. *Annals of Forest Science* (en prensa).
- Valladares, F. y Pearcy, R. W.** (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a California shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25: 749-759.
- Whitmore, T.** (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Zamora, R., García-Fayos, P. & Gómez-Aparicio, L.** (2004). Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica, en Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas. 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

VI. ANEXOS

Especies	Código	Familia	PS	PM	PI
<i>Festuca rubra</i> L.	FEST	Gramineaceae	99.3	84.2	63.8
<i>Ranunculus ollisiponensis</i> Pers.	RANU	Ranunculaceae	81.8	68.8	24.6
<i>Galium rotundifolium</i> L.	GALI	Rubiaceae	76.9	63.6	22.3
<i>Arenaria montana</i> L.	AREN	Cariofilaceae	72.7	90.5	62.3
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	PTER	Pteridiaceae	69.9	3.6	29.2
<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.	LUZU	Juncaceae	57.3	83.7	30.8
<i>Lactuca viminea</i> (L.) J. & C. Presl.	LACT	Compositae	51.7	47.1	36.2
<i>Rumex acetosella</i> L.	RUACE	Polygonaceae	36.4	-	7.7
<i>Cerastium gracile</i> Dufour	CERA	Cariofilaceae	34.3	1.4	9.2
<i>Sedum tenifolium</i> (Sibth et Sm.) Strobl	SEDU	Crasulaceae	24.5	25.3	-
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	CARD	Cruciferaeae	23.1	1.4	6.9
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> L.	CHAE	Umbelliferae	14.0	58.8	23.8
<i>Cynosurus echinatus</i> L.	CYNO	Gramineaceae	11.2	14.5	11.5
<i>Leontodon carpetanus</i> Lange	LEON	Compositae	11.2	89.6	45.4
<i>Poa pratensis</i> L.	POAPR	Gramineaceae	8.4	2.7	5.4
<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R. Br	TEER	Cruciferaeae	7.0	37.6	-
<i>Senecio carpetanus</i> Boiss. et Reuter	SENC	Compositae	5.6	-	-
<i>Geranium lucidum</i> L.	GERA	Geraniaceae	4.9	0.5	7.7
<i>Rumex angicarpus</i> Murb.	RUAN	Polygonaceae	4.9	28.5	-
<i>Veronica officinalis</i> L.	VERO	Escrofulariaceae	4.9	3.6	22.3
<i>Avenula marginata</i> (Lowe) L. Holub ssp. <i>Sulcata</i> (Gay ex Delastre) Franco	AVEN	Compositae	4.2	28.1	-
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	DESCH	Gramineaceae	3.5	-	0.8
<i>Bellis perennis</i> L.	BELL	Compositae	2.8	19.0	9.2
<i>Vulpia</i> sp.	VULP	Gramineaceae	2.8	-	-
<i>Arrhenatherum ealtius</i> (L.) Beauv.	ARRE	Gramineaceae	1.4	91.0	57.7
<i>Sedum forsteranum</i> Sm.	SEDF	Crasulaceae	1.4	1.8	-
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.	VIOL	Violaceae	1.4	-	-
<i>Poa bulbosa</i> L.	POAB	Gramineaceae	0.7	7.2	12.3
<i>Senecio jacobaeae</i> L.	SENE	Compositae	0.7	0.9	23.1
<i>Veronica</i> sp.	VERS	Escrofulariaceae	0.7	-	-
<i>Andriala ragusina</i> L.	ANDR	Compositae	-	32.1	10.8
<i>Anthemis arvensis</i> L.	ANTHE	Compositae	-	-	13.1
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	ANTH	Umbelliferae	-	-	3.1
<i>Antoxantum aristatum</i> Boiss.	ANTO	Gramineaceae	-	6.8	23.8
<i>Apera interrupta</i> (L.) Beauv.	APER	Gramineaceae	-	-	0.8
<i>Bromus tectorum</i> L.	BROT	Gramineaceae	-	-	24.6
<i>Campanula rapunculus</i> L.	CAMP	Campanulaceae	-	-	17.7
<i>Carduus carpetanus</i> Boiss. & Reuter.	CARD	Compositae	-	-	1.5
<i>Crucianella angustifolia</i> L.	CRUC	Rubiaceae	-	49.3	72.3
<i>Dactylis glomerata</i> L.	DACT	Gramineaceae	-	1.8	69.2
<i>Epilobium montanum</i> L.	EPIL	Onograceae	-	-	0.8
<i>Fragaria vesca</i> L.	FRAG	Rosaceae	-	-	1.5
<i>Galium pinetorum</i> Ehrend.	GAPI	Rubiaceae	-	-	7.7
<i>Hieracium</i> sp.	HIER	Compositae	-	-	7.7
<i>Holcus mollis</i> L.	HOLC	Gramineaceae	-	0.9	0.8
<i>Lapsana communis</i> L.	LAPS	Compositae	-	-	30.8
<i>Melittis melissophyllum</i> L.	MELI	Labiatae	-	-	0.8
<i>Mentha spicata</i> L.	MENT	Labiatae	-	-	4.6
<i>Nardus stricta</i> L.	NARD	Gramineaceae	-	-	3.8
<i>Plantago lanceolata</i>	PLANT	Plantaginaceae	-	3.2	3.1
<i>Prunella vulgaris</i> L.	PRUN	Compositae	-	0.9	78.5
<i>Rumex acetosa</i> L.	RUOSA	Polygonaceae	-	-	71.5
<i>Sonchus</i> sp.	SONC	Compositae	-	0.5	4.6
<i>Trifolium pratense</i> L.	TRIF	Leguminosae	-	-	24.6
<i>Urtica dioica</i> L.	URTI	Urticaceae	-	1.8	-

Anexo 3.1: Especies herbáceas presentes en las parcelas experimentales y porcentaje de cuadrículas en las que fueron observadas (n = 143; 221 y 130). PS: parcela superior, PM: parcela medio y PI: parcela inferior.



Anexo 3.2: Análisis cluster para las especies herbáceas que estuvieron presentes en más de 10 unidades de muestreo, en las parcelas experimentales. El diagrama se ha hecho con la distancia euclídea. Los códigos de las especies se presentan en Anexo 3.1.

Anexo 3.3: Correlaciones entre la cobertura de las especies con presencia mayor de 10 en la parcela superior (coeficiente de Spearman). Los valores en negrita son significativos para $p < 0,05$ ($n = 143$). Los códigos de las especies se presentan en Anexo 3.1.

	AREN	CARD	CERA	CHAE	CYNO	FEST	GALI	LACT	LEON	LUZU	POAPR	PTER	RANU	RUOSA	SEDU
AREN															
CARD	-0,16														
CERA	-0,38	0,14													
CHAE	-0,03	0,11	0,25												
CYNO	-0,28	-0,04	0,43	0,18											
FEST	-0,1	0,13	0,16	-0,21	0,03										
GALI	0,1	0,04	-0,29	0,04	-0,1	-0,19									
LACT	-0,21	0,23	0,24	0,28	0,14	-0,02	0,28								
LEON	0,09	0,01	-0,07	0,06	-0,04	0,04	0,03	0,03							
LUZU	-0,04	-0,15	0,03	0,02	0,03	0,04	-0,2	-0,29	-0,12						
POAPR	0,16	0,09	-0,05	-0,05	-0,11	0,18	0	0,1	0,05	-0,15					
PTER	-0,04	0,15	0,16	0,14	-0,02	0,06	0,23	0,54	-0,03	-0,19	0,05				
RANU	0,01	0,03	0,09	0,07	0,06	0,11	-0,01	0,06	0,15	-0,1	0,18	0,18			
RUOSA	-0,01	-0,05	0,08	0	-0,08	0	0,09	0,18	0,01	-0,06	-0,07	0,19	0,19		
SEDU	-0,09	0,3	0,15	0,16	0,17	0,04	0,21	0,4	-0,1	-0,19	0,17	0,42	0,04	0,1	
TEER	-0,07	0,03	0	0,04	0,09	0,06	-0,15	-0,12	0,25	-0,08	-0,08	-0,25	-0,02	-0,06	-0,15

Anexo 3.4: Correlaciones entre la cobertura de las especies con presencia mayor de 10 en la parcela del medio (coeficiente de Spearman). Los valores en negrita son significativos para $p < 0,05$ ($n = 221$). Los códigos de las especies se presentan en Anexo 3.1.

	ANDR	ANTO	AREN	ARRE	AVEN	BELL	CHAE	CRUC	CYNO	FEST	GALI	LACT	LEON	LUZU	POAB	RANU	RUOSA	SEDU
ANDR																		
ANTO	0,09																	
AREN	-0,25	-0,14																
ARRE	0,14	-0,03	-0,2															
AVEN	-0,05	-0,02	-0,08	0,04														
BELL	0,06	0,1	-0,15	0,12	0,04													
CHAE	-0,2	0,13	0,21	-0,13	0,19	0,09												
CRUC	0,07	-0,07	0,06	0,1	-0,11	0,04	-0,1											
CYNO	0,19	-0,06	-0,01	0,07	-0,08	0,02	-0,21	0,26										
FEST	-0,04	0,04	0,02	0,18	0,22	-0,11	0,09	-0,13	-0,15									
GALI	-0,01	0,07	-0,03	0,04	0,02	-0,09	-0,19	0	0,01	-0,12								
LACT	0,1	0,01	0,02	-0,02	-0,15	0,05	-0,32	0,18	0,25	-0,34	0,16							
LEON	0,07	-0,05	-0,02	0,16	0,04	-0,11	-0,08	0,17	-0,04	-0,1	0,03	0,07						
LUZU	-0,2	0,02	0,16	-0,05	0,13	-0,13	0,18	-0,2	-0,24	0,06	0	-0,17	-0,03					
POAB	0,1	-0,01	-0,06	-0,02	-0,04	0,04	-0,08	0,12	-0,05	0	0,01	-0,05	-0,22	-0,08				
RANU	-0,09	0,02	0,08	-0,02	0,04	-0,12	0,08	-0,09	0,15	-0,02	0	-0,09	0,07	0,14	-0,15			
RUOSA	0,17	-0,02	-0,08	0,02	-0,18	-0,06	-0,27	0,18	0,15	0	0,04	0,28	0,13	-0,31	0,07	-0,01		
SEDU	0,25	0,01	-0,27	0,21	0	-0,01	-0,04	-0,05	0,21	0,16	-0,11	-0,36	-0,07	-0,22	0,19	0,01	0,01	
TEER	0,15	-0,06	-0,04	0,09	0,03	-0,07	-0,02	0,2	0,02	-0,08	-0,03	0,1	0,06	-0,17	0,01	0	0,04	0,02

Anexo 3.5: Correlaciones entre la cobertura de las especies con presencia mayor de 10 en la parcela inferior (coeficiente de Spearman). Los valores en negrita son significativos para $p < 0,05$ ($n = 130$). Los códigos de las especies se presentan en Anexo 3.1.

	ANDR	ANTH	ANTO	AREN	ARRE	BELL	BROT	CAMP	CERA	CHAE	CRUC	CYNO	DACT	FEST	GALI	LACT	LAPS	LEON	LUZU	POAB	PRUN	PTER	RANURUACE	RUAN	TEER	VERO
ANDR																										
ANTH	0,15																									
ANTO	-0,06	0,17																								
AREN	0,11	0,19	-0,03																							
ARRE	0,17	0,17	-0,01	0,19																						
BELL	-0,04	0,18	0,16	0,09	0,11																					
BROT	-0,15	-0,08	0,26	0,06	-0,16	-0,18																				
CAMP	0,26	0,52	0,19	0,14	0,17	0,12	-0,02																			
CERA	-0,11	-0,06	0,14	0,07	0,09	0,08	0,31	0,07																		
CHAE	-0,07	-0,12	0,3	-0,01	-0,12	0,13	0,27	0,01	0,07																	
CRUC	0,18	0,19	0,05	0,24	0,21	0,15	0,13	0,2	0,16	0,12																
CYNO	-0,12	-0,06	0,17	-0,04	0	-0,11	0,31	-0,03	0,14	0,19	0,11															
DACT	0,03	0,09	0,3	0,1	0,06	0,02	0,21	0,16	0,11	0,04	0,34	-0,01														
FEST	0,26	0,23	0,19	0,18	0,34	0,09	-0,07	0,13	0,12	0,14	0,36	0,02	0,12													
GALI	-0,05	0,03	0,17	0,18	-0,04	0,02	0,13	0,12	0,08	0,18	0,08	0,02	0,09	-0,09												
LACT	0,07	0,21	0,09	0,17	0,13	0,02	0,2	0,17	0,16	0,18	0,25	0,27	0,01	0,21	0,04											
LAPS	0,03	0,05	-0,24	0,11	-0,24	-0,21	0,27	0,04	0,1	0,03	0,01	0,07	0,13	-0,16	-0,05	0,07										
LEON	0,21	-0,12	0,15	0,06	0,29	0	-0,23	-0,05	-0,03	-0,1	0,23	0,03	0,09	0,18	-0,12	-0,06	-0,07									
LUZU	0,04	0,04	-0,06	0,15	0	0,27	0,03	-0,01	0,08	0,06	0,24	0,05	0,13	0,13	-0,03	0,03	-0,09	-0,03								
POAB	-0,13	-0,07	0,08	-0,1	0,13	0,13	0,04	-0,06	-0,05	0,09	0,14	0,07	0,25	-0,05	-0,15	-0,01	0,02	0,18	-0,08							
PRUN	0,01	0,05	0,11	0,12	0,15	-0,05	-0,12	0,04	-0,1	0,14	0,23	0,08	0,19	0,13	0	0,06	0,09	0,09	0,03	-0,07						
PTER	-0,02	-0,2	0,04	-0,05	-0,31	-0,13	0,1	-0,14	-0,04	0,03	-0,34	-0,06	-0,16	-0,32	0,01	-0,19	0,19	-0,26	-0,12	0,04	-0,12					
RANU	0,31	0,16	-0,18	0,1	0,25	0,12	-0,25	0,09	-0,01	-0,19	0,16	-0,15	0,05	0,1	-0,13	0,01	-0,06	0,25	0,14	-0,12	0,15	-0,22				
RUACE	-0,18	-0,15	0,01	-0,08	-0,32	-0,04	0	-0,19	-0,16	0,21	-0,25	-0,06	-0,28	-0,2	0	-0,07	0,02	-0,19	-0,23	-0,02	-0,05	0,34	-0,19			
RUAN	-0,02	0,18	0,38	0,29	0	0,07	0,33	0,18	0,12	0,26	0,25	0,13	0,29	0,23	0,2	0,26	0,21	-0,18	0,17	0,03	0,14	-0,01	-0,09	-0,08		
TEER	0,17	-0,04	-0,1	0,04	0,18	0,02	-0,21	0,02	-0,01	-0,06	0,12	-0,03	0,2	0,09	-0,04	0,04	0,02	0,11	-0,07	0,3	0,3	-0,14	0,04	-0,17	-0,08	
VERO	0,04	0,22	0,15	0,07	0,06	0,09	0,21	0,11	0,01	0,06	0,2	0,16	0,36	0,12	0	0,19	-0,05	0,17	0,2	-0,01	0,04	-0,19	0,02	-0,05	0,24	-0,2



Capítulo 4

CAPÍTULO 4: INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DINÁMICA TEMPORAL DEL DOSEL Y EN EL CRECIMIENTO

Resumen

Objetivo principal: caracterizar la dinámica del desfronde y el crecimiento entre los años 1993 y 2003 y establecer las relaciones temporalmente explícitas entre dichas variables y las variables climáticas.

Hipótesis: el clima mediterráneo y su variabilidad climática afecta la dinámica del desfronde y el crecimiento de los árboles alterando su estacionalidad y la sincronización entre procesos.

Resultados y conclusiones principales: se estudió la variabilidad climática de la zona de estudio y su relación con la caída del desfronde, la composición química de las acículas de desfronde y el crecimiento anual de los anillos de crecimiento de los pinos, entre los años 1993 y 2003. Los resultados indican que la temperatura principalmente afectó a la producción de desfronde y a su estacionalidad anual y mensual. Las acículas fueron la fracción mayoritaria del desfronde representando el 45-53 %. La caída de las acículas tuvo una estacionalidad más adelantada en el año en Valsaín, que en latitudes más septentrionales. La estacionalidad de la concentración de N y P, con mínimos a finales del verano, 5,3 g/kg (N) y 0,5 g/kg (P), y máximos en invierno, 15 g/kg (N) y 1,2 g/kg (P), se relacionó negativamente con la caída de acículas, como resultado de los procesos de retranslocación, producidos antes de la caída de las acículas. Los años más secos 1994 y 1995, se relacionaron negativamente con el crecimiento anual de los anillos de los árboles, así como con una mayor producción de desfronde. El análisis cluster cronológico de la precipitación, temperatura y caída de acículas y piñas mostró cambios repentinos en las series temporales que se relacionaron con periodos secos y calurosos. El análisis de factores dinámicos (DFA) mostró diferentes tendencias de los nutrientes de las acículas de desfronde, diferenciando los macro de los micronutrientes, por efecto de los procesos de retranslocación. La variabilidad climática durante la inducción de las yemas alteró la periodicidad temporal de producción de piña observándose un adelanto del fenómeno de la vecería.

I. INTRODUCCIÓN

La dinámica del desfronde constituye un importante aspecto del ciclo de nutrientes y de la transferencia de energía en los ecosistemas forestales (Vitousek 1982). La caída de hojarasca está fuertemente relacionada con la tasa de crecimiento de los bosques tanto naturales como aquellos sometidos a manejo forestal (Kavvadias *et al.* 2001), y es una importante vía de retorno de los nutrientes al suelo (Meentemeyer *et al.* 1982, Blanco 2004). Aunque los pinares de pino silvestre han sido ampliamente estudiados en algunas regiones de España y en Europa (Albrektson 1988, Berg y Meentemeyer 2001, Blanco 2004, Santa Regina y Tarazona 2001), y a pesar del interés que la Península Ibérica supone por ser el límite meridional de distribución de esta especie, son más numerosos los estudios realizados sobre la fenología y la dinámica del pino silvestre en países del centro y norte de Europa (Cutini 2002, Helmisaari *et al.* 2002, Kuoki y Hokkanen 1998), que en regiones de clima mediterráneo (Blanco *et al.* 2005, Castro *et al.* 2004, Guerrero-Campo *et al.* 1998). Es sabido que las especies vegetales se adaptan a las características ambientales de sus localidades (Berg y Meentemeyer 2001, Jarvis y Leverenz 1983), por lo que el comportamiento del pino silvestre en ambiente mediterráneo debe presentar importantes diferencias con el de los pinos de otras regiones. El conocimiento de estas características diferenciadoras de los pinares de silvestre mediterráneos puede ser útil no sólo para mejorar nuestro conocimiento ecológico y fisiológico de esta especie sino para mejorar nuestra gestión de estos pinares en un escenario de cambio global.

La producción de hojarasca del pino silvestre, y de la vegetación en general, está fuertemente ligada al clima (Arneth *et al.* 1998, Pausas *et al.* 1994). Así, la producción es baja en latitudes altas, donde la corta época de crecimiento limita el desarrollo vegetal, y aumenta hacia el ecuador, donde el crecimiento vegetal se desarrolla durante casi todo el año (Albrektson 1988). Estudios anteriores a este trabajo han observado relaciones significativas entre el desfronde y las condiciones climáticas, encontrando una amplia variabilidad interanual en la caída de hojarasca (Pausas *et al.* 1994). Las diferencias de microhábitat debidas a la topografía y a otras características locales también afectan la cantidad de desfronde (Rawat y Singh 1989).

La precipitación es uno de los factores que más condiciona la caída del desfronde, principalmente por el efecto del viento que suele ir asociado a las tormentas, y que afecta también a la caída de hojas verdes vivas (Cuevas y Lugo 1998). Las épocas secas inciden sobre el desfronde (Pausas 1997), pero la precipitación no sólo influye en la caída de las hojas, sino también en la concentración de nutrientes del desfronde (North *et al.* 2005, Wood *et al.* 2005). Además, el efecto de lavado que produce el agua al caer sobre las hojas verdes puede disminuir la concentración de nutrientes del desfronde tal y como han observado Wood y colaboradores (2005) en las hojas verdes en época de lluvias en bosques tropicales.

La cantidad de nutrientes que llega al suelo en un ecosistema forestal está determinada, entre otros parámetros, por la cantidad de desfronde que cae y por la concentración de sus elementos minerales (Blanco 2004). Las acículas tienen una alta demanda de nutrientes, sobre todo de nitrógeno y fósforo, muy superior al resto de los órganos de los árboles (Piatek y Allen 2000). La variabilidad estacional de N y P en las acículas de los pinos, a lo largo del año ha sido documentada por algunos autores (Santa Regina y Tarazona 2001), encontrándose una retirada de nutrientes de las acículas previa a la época de mayor caída de desfronde, para minimizar la pérdida de estos elementos.

Otro factor que condiciona la cantidad de desfronde de un bosque es la cantidad de biomasa aérea existente en el dosel, biomasa que a su vez está relacionada con el tamaño de los árboles y la densidad de los mismos. Por esta razón, la retirada de árboles como consecuencia de prácticas forestales, o por causas naturales, puede provocar importantes alteraciones en el desarrollo del bosque, influyendo en diversos aspectos del dosel y de la caída de hojarasca (Chertov *et al.* 1999).

El crecimiento de los árboles es el resultado de toda una serie de procesos entre los cuales el desfronde es una parte importante y sobre los cuales el clima ejerce una influencia notable (Albaugh *et al.* 2004, Camarero *et al.* 2002, Manrique y Cancio 2000). Algunos trabajos realizados en Navacerrada (Génova 2000) describen como las bajas temperaturas alcanzadas durante el mes de abril, junto con las escasas precipitaciones entre los meses de julio y agosto explican en buena medida los crecimientos mínimos de los anillos de los árboles.

El efecto del cambio global que está experimentando el planeta provocará a corto y medio plazo un incremento de la variabilidad climática, una mayor aridez en las zonas mediterráneas y una intensificación de la estacionalidad del clima (Castro *et al.* 2004; Peñuelas *et al.* 2004). En la Península Ibérica, el incremento de las temperaturas y el aumento de periodos secos están ya condicionando la dinámica de los bosques en zonas de clima mediterráneo (Valladares 2004, Valladares *et al.* 2004). El estrés hídrico puede provocar no solo una reducción del crecimiento vegetal sino también que se adelante la caída del follaje (Gracia *et al.* 2001, Wright & Cornejo 1990). Esta prematura senescencia de las hojas puede provocar a su vez que no se complete el ciclo de retranslocación de nutrientes, lo que produciría un aumento de nutrientes en las acículas de desfronde en época de sequía (Wood *et al.* 2005).

El análisis de las variaciones ambientales y climáticas en función del tiempo se realizó mediante la utilización de series temporales. Estas series proporcionan bases de información sobre la dinámica de los ecosistemas, permitiendo entender las perturbaciones climáticas y sus efectos en los sistemas naturales (Zurr *et al.* 2003). El estudio de estos efectos permite predecir cambios y adaptaciones que los ecosistemas sufren, en la actualidad, y sufrirán en un futuro próximo. Algunas de las herramientas que se utilizan en este tipo de estudios, y que se han desarrollado en este capítulo, son el cluster cronológico (*chronological cluster*) y el análisis de factores dinámicos (DFA, *dynamic factor analysis*) (Zurr *et al.* 2003, *et al.* 2003). El cluster cronológico (*chronological cluster*) permite identificar cambios en las tendencias de una serie temporal (Legendre *et al.* 1985). El análisis de factores dinámicos (DFA) fue inicialmente utilizado en otras disciplinas diferentes a la ecología, como la economía (Zuur y Pierce 2004), o la psicología (Molenaar *et al.* 1992), pero ya que permite identificar patrones comunes en unas determinadas series temporales, y saber cuál es el efecto de las variables potencialmente explicativas en dichos patrones (Pierce y Boyle 2003), se ha comenzado a utilizar también en el campo de la ecología.

Con los resultados de este capítulo se pretende contribuir al acercamiento del uso de series temporales en el campo de la ecología y enfatizar su importancia como herramienta para entender las adaptaciones de los ecosistemas forestales al cambio climático.

Objetivos e hipótesis

El objetivo principal de este capítulo es caracterizar la dinámica del desfronde y la variabilidad climática, de la precipitación y temperatura, en el pinar de Valsaín, así como establecer las relaciones temporales entre ambas variables durante un periodo de más de una década, entre los años 1993 y 2003.

Los objetivos específicos de este capítulo son:

- Estudiar la dinámica temporal del desfronde entre los años 1991 y 2003.
- Evaluar la variabilidad temporal de la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde entre los años 2000 y 2003.
- Analizar la precipitación y temperatura de la zona de estudio y su influencia en la dinámica del dosel entre los años 1993 y 2003.
- Estudiar la existencia de tendencias comunes en la concentración de nutrientes de las acículas, y su relación con la temperatura y la precipitación.
- Analizar dendrocronológicamente el crecimiento de los individuos adultos de pino silvestre y su relación con el clima entre los años 1993 y 2003.

Las principales hipótesis que se plantean en este capítulo son, en primer lugar, que la variabilidad del desfronde está influenciada por las variables climáticas locales de la zona, provocando diferencias fenológicas con pinares de pino silvestre localizados en regiones más septentrionales. En segundo lugar que los anillos de crecimiento característicos de los árboles están relacionados con cambios importantes en las series climáticas. Y en tercer lugar que los periodos secos disminuyen el crecimiento y aumentan la pérdida de nutrientes con el desfronde, que presenta valores mayores en las concentraciones de los principales elementos (nitrógeno y fósforo).

II. MATERIAL Y MÉTODOS

1. Precipitación y temperatura

En las tres parcelas experimentales se instalaron ocho pluviómetros tipo Hellman y ocho acumuladores de agua de lluvia, todos ellos distribuidos al azar, según la metodología de Nivel II en España (López Arias 1999, Puckett 1991). Los pluviómetros y acumuladores se colocaron a 1,5 m del suelo. Además de estos dispositivos, en cada parcela, se instalaron dos cubos para la recogida de nieve. El agua se recogió cada 15 días entre los años 1991 y 2003. Fuera de la cuenca se seleccionaron dos parcelas control, Mata Bueyes a 1.350 m. s. n. m. de altitud y Cerro Pelado a 1.650 m. s. n. m., en las que se instalaron 2 pluviómetros Hellman, 2 acumuladores de agua de lluvia y dos cubos de nieve como los de las parcelas experimentales.

Cada acumulador estuvo formado por una botella de polietileno a la que se le acopló un embudo con un sistema filtrante (perlas de vidrio y malla inoxidable de 2 x 2 mm de luz). El diámetro del embudo fue de 12,5 cm (122,72 cm² de superficie de recogida) y la capacidad de la botella de 2,3 l. El conjunto se colocó sobre un soporte con un cilindro opaco de PVC que, además de dar sujeción al embudo, ayudó a minimizar la evaporación y la alteración de la muestra por la luz y el calor (González Cascón *et al.* 1994). Los cubos para la recogida de nieve fueron de PVC y se sujetaron al suelo mediante una estructura metálica. La superficie de recogida de estos cubos fue de 1.590 cm².

Para calcular los datos de precipitación sólo se tuvieron en cuenta los datos recogidos en la parcela exterior de Cerro Pelado, ya que los dispositivos de la parcela de Mata Bueyes se cayeron varias veces durante el periodo de muestreo, por intrusión del ganado en la parcela.

Para evaluar la temperatura ambiente se instalaron sensores de temperatura, uno en cada parcela experimental (a 160 cm del suelo) y dos en la parcela exterior de Mata Bueyes (uno a 50 cm y otro a 160 cm del suelo). Los sensores se programaron para registrar los datos cada 10 minutos durante un año, desde agosto de 2003 hasta agosto de 2004. Los datos tomados por los sensores se recogieron en un data-logger (HOBO) y se procesaron con el programa informático BoxcarPro.

Para ampliar el rango temporal de estudio se utilizaron los datos climáticos de las estaciones meteorológicas del Puerto de Navacerrada (1.890 m. s. n. m.) (longitud 4° 00' 37" O y latitud 40° 46' 50" N) y la Granja de San Ildefonso (1.191 m. s. n. m.) (longitud 4° 00' 17" O y latitud 40° 54' 00" N). En el caso de la estación del Puerto de Navacerrada se utilizaron datos de precipitación y temperatura y en el caso de la Granja de San Ildefonso sólo datos de precipitación.

Para estimar la temperatura de las parcelas experimentales entre los años 1993 y 2003 se utilizaron las temperaturas del Puerto de Navacerrada, realizando un ajuste por altitud (0,5 °C cada 100 m) (López Arias 1999).

2. Desfronde

La recogida de desfronde se realizó mediante la instalación de 8 recogedores de biomasa cuadrados, de 0,5 m de lado (0,25 m²) en cada parcela (ICP Forests 1998). Cada recogedor estuvo formado por una estructura metálica con cuatro patas, un cono de PVC y una bolsa de malla de polietileno de 1 mm de luz. Los recogedores se instalaron a 1,50 m de altura respecto al suelo y se distribuyeron al azar por las parcelas (ver capítulo 1). Las muestras de desfronde depositadas en cada colector se recogieron una vez al mes durante 13 años (1991-2003).

Una vez recogidas las muestras de desfronde se llevaron al laboratorio donde se secaron en estufa a 65 °C hasta peso constante, durante aproximadamente 48 horas. Una vez secadas las muestras se pesaron en balanza de precisión y se separaron en distintas fracciones: acículas, ramas, piñas, cortezas y otros (brotes, semillas, restos no procedentes del pino, etc.). Una vez separadas todas las fracciones se pesaron de nuevo, esta vez por separado, en una balanza de precisión (ver capítulo 1 para metodología completa de recogida de desfronde).

2.1. Contenido de nutrientes de las acículas de desfronde

Para estudiar la composición química de las acículas del desfronde se seleccionaron las muestras mensuales del periodo comprendido entre los años 2000 y 2003. Se homogeneizaron las muestras recogidas en cada parcela. Estas mezclas se molieron y secaron a 65 °C, durante 24 horas antes de su análisis. A partir de 2 gr de muestra seca de dichas mezclas se realizó el análisis químico de los siguientes nutrientes:

- **Nitrógeno total:** se determinó mediante un analizador total CHN-600 LECO (Leco Co., St. Joseph USA). El método de análisis se basa en la combustión total de la muestra a una temperatura de 950 °C, utilizando oxígeno como gas de combustión y helio como gas transportador. A través de los gases generados en la combustión se determina la cantidad de nitrógeno por conductividad térmica.
- **Carbono total:** se determinó también mediante el analizador total CHN-600 LECO (Leco Co, St. Joseph USA). El carbono total se determina por el CO₂ formado.

- **Azufre total:** se determinó con analizador elemental por combustión LECO mod. S432 (Leco Co, St. Joseph USA). Se determinó el SO₂ formado a partir de infrarrojos.

La determinación del resto de los elementos se realizó mediante digestión por vía húmeda en caliente de 200 mg de muestra molida, homogeneizada y seca, con 3 ml de HNO₃ en un sistema de digestión por microondas (Milestone mod. 1200). Las muestras se filtraron, enrasaron y conservaron en frascos de polietileno en nevera hasta la determinación de los siguientes elementos:

- **Potasio:** por emisión en espectrofotómetro de absorción atómica (Perkin-Elmer mod. 1100B).
- **Fósforo, Calcio y Magnesio:** mediante espectroscopía de emisión (ICP Perkin-Elmer mod. 400).
- **Hierro, Manganeso y Zinc:** por espectrofotometría de absorción atómica con espectrofotómetro (Perkin-Elmer mod. 1100B).

Los datos de concentración de nutrientes utilizados en este capítulo se presentan promediados cada 3 meses (por estaciones: invierno, primavera, verano y otoño).

3. Crecimiento anual de los pinos adultos

Para estimar el crecimiento anual de los individuos adultos de pino silvestre se seleccionaron los árboles presentes en las parcelas superior e inferior, así como algunos individuos localizados fuera de estas dos parcelas, a una distancia de los límites de la parcela no superior a 50 m. Este estudio sólo se realizó en las parcelas superior e inferior.

De cada pino seleccionado se tomaron dos muestras cilíndricas radiales de madera (cores) a la altura del pecho (1,30 m), usando una barrena Pressler (Camarero *et al.* 2002). En la parcela superior se muestrearon 5 árboles y se obtuvieron 10 muestras, y en la parcela inferior 7 árboles y 14 muestras. Las muestras de madera se secaron a temperatura ambiente, se pegaron sobre unas guías de madera y se pulieron con papel de lija fino hasta distinguir perfectamente los anillos. Se contaron los anillos y se dataron (un anillo = un año) mediante datación cruzada, comparando las dos muestras de un mismo individuo entre ellas, utilizando para ello una lupa binocular (Camarero *et al.* 2002). Se identificaron anillos característicos para datar las muestras (Yamaguchi 1991). Se midió la anchura de los anillos anuales de crecimiento con medidor semiautomático tipo CATRAS (Aniol 1983). La precisión de las medidas fue de 0,01 mm. Para validar las

dataciones visuales se utilizó el programa COFECHA, que se basa en correlaciones solapadas entre cada serie de anchura de anillo y la serie media de cada población (Camarero *et al.* 2002, Holmes 1983).

4. Análisis de tendencias, estacionalidad y cambios en las series temporales

Para analizar la variación temporal de la caída del desfronde entre los años 1993 y 2003, y estudiar si dicha variación estuvo relacionada con alguna variable explicativa, como la temperatura o la precipitación, se empleó el análisis de series temporales. Esta metodología se basa en el estudio de la tendencia, variación estacional o periódica y las fluctuaciones irregulares de una serie. Entendiendo por tendencia la dirección general de la variable en el periodo de observación, es decir el cambio a largo plazo de la media de la serie; por estacionalidad las fluctuaciones periódicas de la variable en periodos relativamente cortos de tiempo; y considerando fluctuaciones irregulares, aquellos valores que después de analizar la tendencia y las variaciones cíclicas, se consideren valores residuales que puedan ser o no totalmente aleatorios.

En primer lugar se analizó la auto-correlación temporal de las variables y las máximas correlaciones temporales (momento en el que la correlación es máxima) con las variables explicativas, precipitación y temperatura, para identificar relaciones entre las variables en función de la escala tiempo (Zuur *et al.* 2003).

Para identificar cambios bruscos en la tendencia de las series temporales se aplicó el análisis cluster cronológico (*chronological cluster*), en función del tiempo (Legendre *et al.* 1985, Bell y Legendre 1987). Esta herramienta muestra cambios importantes en las series temporales para diferentes niveles de significación ($\alpha = 0,01, 0,05, 0,1, 0,2$, etc.). Pequeños valores de α ($\alpha = 0,005, 0,01, 0,1$) permiten visualmente observar los cambios más fuertes experimentados en las series. No obstante, cuanto mayor sea el valor de α mayor será la información y el grado de detalle, y se podrán detectar cambios más leves. Los puntos de cambio de las series se pueden identificar en las figuras resultantes del análisis con el programa informático Brodgar (Highland Statistics Ltd. 2000). Estas figuras muestran barras verticales, que indican los momentos de cambio repentinos de las series, y números que representan los distintos grupos en los que se pueden entender las series. El cluster cronológico se utilizó para visualizar cambios bruscos en las series temporales climáticas (precipitación y temperatura), en la caída de acículas y piñas del desfronde y para analizar los cambios en el crecimiento anual de los anillos de árboles adultos de pino silvestre.

Para estimar tendencias comunes en las series temporales, y el efecto de las variables explicativas, en dichas tendencias, se utilizó el análisis multivariante de factores dinámicos (DFA, *dynamic factor analysis*). Estas tendencias pueden ser pautas comunes, efectos estacionales o ciclos comunes (Zuur *et al.* 2003, Zuur y Pierce 2004). DFA se utilizó para analizar las tendencias comunes de la concentración de nutrientes de las

acículas de desfronde y el efecto de las variables climáticas, precipitación y temperatura, en dichas tendencias.

El estudio de series temporales se analiza a partir del siguiente modelo (Cleveland *et al.* 1990, Zuur y Pierce 2004):

$$Y(t) = T(t) + S(t) + I(t) + e(t) \quad (\text{ecuación 1})$$

En donde:

$Y(t)$ es la serie temporal, $T(t)$ representa la tendencia, $S(t)$ es el componente estacional dependiente del tiempo, $I(t)$ representa a las variables explicativas y $e(t)$ es el error. DFA se considera una extensión de este tipo de modelos (Zuur y Pierce 2004).

La aplicación de DFA puede hacerse con varios modelos en función de las tendencias que se consideren, y teniendo en cuenta o no, variables explicativas. El análisis dependerá de la utilización de modelos con matriz de covariación de error diagonal o no diagonal (Zuur *et al.* 2003). Para decidir que modelo se ajusta mejor a los datos se utiliza el criterio de información de Akaike, AIC (*Akaike's information criterion*). AIC es un parámetro resultante de la aplicación de DFA y se define como la diferencia entre la medida del ajuste y el número de parámetros (número de tendencias, variables explicativas y estructura de R). El valor más bajo de AIC en el modelo de DFA indica el mejor modelo.

Debido a las diferentes escalas de las variables analizadas, desfronde de acículas y piñas, nutrientes de las acículas, crecimiento anual de los árboles, y las variables ambientales, precipitación y temperatura, se estandarizaron todas las series para facilitar la interpretación de los resultados (Zuur *et al.* 2003).

El estudio de tendencias comunes, a partir del análisis de factores dinámicos (DFA), se aplicó a la concentración de nutrientes. Se consideraron 3 tipos de modelos, el primero sólo teniendo en cuenta las series de nutrientes, el segundo y tercero respectivamente, incorporando al modelo la precipitación y la temperatura como variables explicativas.

5. Tratamiento de datos y análisis estadístico

El tratamiento estadístico de los datos se realizó mediante el cálculo de la media, desviación estándar y máximos y mínimos de las variables climáticas, desfronde y crecimiento anual de los anillos de los pinos. Todas las variables se analizaron mediante análisis de la varianza (ANOVA de una vía), considerando un nivel de significación $\alpha = 0,05$. Antes de efectuar el análisis de la varianza se comprobaron la normalidad de la

distribución de las variables (test de Kolmogorov-Smirnov) y la homogeneidad de las variables (test de Levene). En aquellas variables que no cumplieron estos requisitos se realizaron las transformaciones oportunas para cumplir dicha hipótesis, aunque se presentan los valores medios sin transformar (Steel y Torrie 1989). Para comparar las diferencias encontradas entre grupos se utilizó el test de Tukey (Júdez 1993). En el caso de que las variables transformadas no cumplieran las condiciones para hacer estas comparaciones, se utilizó el test de Kruskal-Wallis de comparación de medianas.

La relación entre las variables climáticas y las variables del desfronde y crecimiento de los anillos se exploró mediante análisis de correlación. Se calcularon las correlaciones máximas, así como el periodo temporal en el que dicha correlación fue máxima. Estos cálculos se realizaron con el programa informático Brodgar, versión 2.4.1. (Highland Statistics Ltd. 2000)

La identificación de cambios en las tendencias temporales de la caída del desfronde, así como de las variables climáticas, precipitación y temperatura, y del crecimiento anual de los anillos se realizó mediante cluster cronológico (*chronological cluster*), con diferentes niveles de significación ($\alpha = 0,01, 0,05, 0,1, 0,2$, etc.), utilizando el programa informático Brodgar, versión 2.4.1. (Highland Statistics Ltd. 2000). Para el análisis de tendencias comunes, en función del tiempo, de la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde se utilizó el análisis de factores dinámicos (DFA). Este análisis también se realizó con el programa informático Brodgar, Versión 2.4.1. (Highland Statistics Ltd. 2000).

El tratamiento estadístico de los datos se realizó con el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, Incorporated, Tulsa, Oklahoma, USA).

III. RESULTADOS

1. Precipitación y temperatura

Los datos de precipitación recogidos por los acumuladores y pluviómetros Hellman se correlacionaron positivamente en todas las parcelas (parcela superior: $r^2 = 0,998$, $p < 0,0001$; parcela medio: $r^2 = 0,966$, $p < 0,0001$; parcela inferior: $r^2 = 0,98$, $p < 0,0001$; parcela exterior Cerro Pelado: $r^2 = 0,846$, $p < 0,0001$), menos en la parcela exterior de Mata Bueyes donde esta correlación fue baja (parcela exterior Mata Bueyes: $r^2 = 0,39$, $p < 0,027$). Por este motivo, en este capítulo, sólo se consideraron para los cálculos de precipitación a cielo descubierto, los datos recogidos en la parcela exterior de Cerro Pelado. En todo el trabajo se consideró como datos de trascolación (precipitación en el interior del pinar) el promedio de los datos de los acumuladores y pluviómetros.

La precipitación anual recogida en la zona de estudio se correlacionó positivamente con la precipitación de las estaciones meteorológicas más cercanas del Puerto de Navacerrada y La Granja (Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Correlación entre la precipitación mensual recogida en la parcela control de Cerro Pelado, fuera del pinar (1.750 m. s. n. m.), la precipitación observada en las estaciones meteorológicas del Puerto de Navacerrada (1.890 m. s. n. m.) y La Granja de San Ildefonso (1.191 m. s. n. m.), y la trascolación (precipitación media observada en las parcelas experimentales). El código de asteriscos indica: *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$ y sin asterisco $p > 0,05$ ($n = 12$).

	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
Precipitación (Parcela control)/ Trascolación (Parcelas experimentales)	1 ***	0,99 ***	0,99 ***	0,96 ***	0,99 ***	0,97 ***	0,98 ***	0,97 ***	0,98 ***	0,99 ***	0,98 ***
Precipitación (Parcela control)/ Precipitación Navacerrada	0,97 ***	0,82 **	0,80 ***	0,84 ***	0,91 ***	0,78 ***	-0,40	0,97 ***	0,91 ***	0,87 **	0,94 ***
Precipitación (Parcela control)/ Precipitación La Granja	0,98 ***	0,94 ***	0,70 **	0,26	0,84 ***	0,47	0,81 **	0,98 ***	0,87 ***	0,92 ***	0,81 **
Trascolación (Parcelas experimentales)/ Precipitación Navacerrada	0,97 ***	0,79 ***	0,85 ***	0,93 ***	0,85 ***	0,74 **	-0,36	0,92 ***	0,92 ***	0,88 ***	0,94 ***
Trascolación (Parcelas experimentales)/ Precipitación La Granja	0,98 ***	0,93 ***	0,77 ***	0,35	0,78 ***	0,48	0,78 **	0,94 ***	0,86 **	0,92 ***	0,80 **
Precipitación Navacerrada/ Precipitación La Granja	0,95 ***	0,88 ***	0,83 ***	0,36	0,96 ***	0,76 ***	-0,25	0,95 ***	0,94 ***	0,72 *	0,89 ***

La precipitación anual de la zona de estudio fue más alta que la de la estación meteorológica de la Granja y menor que la del Puerto de Navacerrada, aunque mostró en todos los años estudiados el mismo patrón que la precipitación de dichas estaciones meteorológicas. La trascolación anual recogida en las parcelas experimentales y la precipitación de la parcela control de Cerro Pelado siguieron la misma pauta de comportamiento durante todos los años, siendo esta última ligeramente superior (Figura 4.1 A).

Los años más secos observados en la zona de estudio fueron 1994 y 1995, con una precipitación anual de 785 y 815 mm, respectivamente. Los años más lluviosos fueron 1996, con 1.227 mm y 2003 con 1.208 mm (Figura 4.1 A).

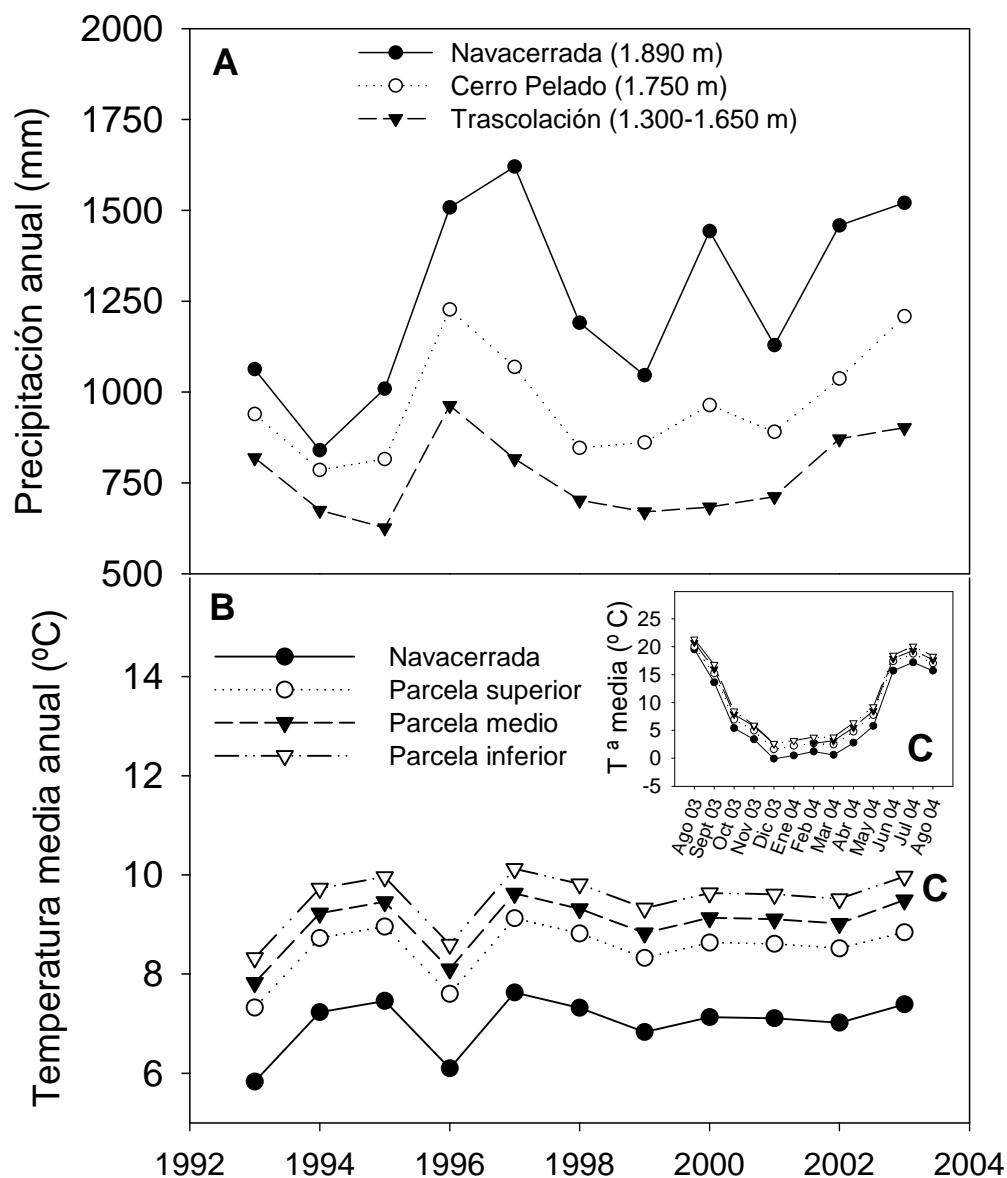


Figura 4.1: A) Precipitación anual en la parcela exterior (Cerro Pelado), trascolación anual (promedio de la precipitación recogida en las tres parcelas experimentales del interior del pinar) y precipitación anual recogida en la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada durante los años 1993 y 2003. B) Temperatura media anual registrada en la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada y temperatura estimada de las parcelas experimentales. C) Temperatura media mensual en las parcelas experimentales y en la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada, entre agosto de 2003 y agosto de 2004. Los datos de la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada proceden del Instituto Meteorológico Nacional.

La temperatura media anual de las parcelas experimentales se estimó a partir de la temperatura de la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada, después de comprobar su correlación con las medidas realizadas entre agosto del año 2003 y agosto del año 2004, en las parcelas experimentales ($r^2 = 0,91$, $p < 0,001$).

La temperatura media de las parcelas experimentales se mantuvo sin grandes oscilaciones durante los años estudiados, con una temperatura media anual de $9 \pm 0,6$ °C. Los años más fríos fueron 1993, 1996 y 1999, donde la temperatura media anual no alcanzó los 9 °C. Los años más calurosos fueron 1995 y 1997 con temperaturas medias superiores a 9,4 °C (Figura 4.1 B).

Las temperaturas mínimas en las parcelas experimentales, durante el periodo agosto 2003 y agosto 2004, se alcanzaron durante el mes de marzo, llegando a los - 12 °C en la parcela superior. Las máximas se observaron durante los meses de julio y agosto, llegando a los 37 °C en la parcela inferior. En la parcela exterior se registraron las temperaturas más extremas, similares a las máximas de la parcela inferior y a las mínimas de la parcela superior, alcanzando los 42 °C en el mes de agosto y - 14 °C en el mes de marzo (Figura 4.1 C).

Los meses con mayor precipitación en las parcelas experimentales fueron enero, mayo, octubre, noviembre y diciembre, con valores en las parcelas experimentales entre 70-105 mm mensuales, y valores entre 105 y 140 mm, en la parcela de Cerro Pelado. Por el contrario, los meses más secos fueron julio y agosto, con valores entre 18-23 mm en las parcelas experimentales y 22-30 mm en la parcela de Cerro Pelado (Tabla 4.2).

No existieron diferencias estadísticamente significativas entre la precipitación mensual de las estaciones de Navacerrada y La Granja, y la precipitación de la zona de estudio, salvo en el mes de septiembre, donde la precipitación de Navacerrada fue superior, durante los años de estudio (1993-2003) (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Media y desviación estándar de la precipitación media mensual (mm) recogida en la parcela exterior, en las parcelas experimentales (trascolución), y en las estaciones meteorológicas del Puerto de Navacerrada y La Granja, entre los años 1993 y 2003. Anova de una vía, $p < 0,05$, $n = 11$ (* Test de Kruskal Wallis para valores no normales). Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas.

	Trascolución	Precipitación	Navacerrada	La Granja	test	g.l.	p
Enero	98 ± 66 a	121 ± 83 a	125 ± 85 a	93 ± 79 a	1,55	3	0,671
Febrero	63 ± 61 a	72 ± 68 a	79 ± 59 a	47 ± 36 a	1,76	3	0,6228
Marzo	45 ± 27 a	54 ± 34 a	86 ± 55 a	48 ± 27 a	4,77	3	0,1896
Abril	63 ± 39 a	78 ± 49 a	110 ± 101 a	67 ± 45 a	7,5	3	0,076
Mayo	79 ± 33 a	105 ± 36 a	134 ± 67 a	89 ± 37 a	5,75	3	0,1244
Junio	39 ± 30 a	56 ± 36 a	46 ± 39 a	43 ± 31 a	1,37	3	0,7128
Julio	18 ± 20 a	22 ± 29 a	33 ± 36 a	23 ± 24 a	2,02	3	0,5678
Agosto	23 ± 22 a	33 ± 28 a	47 ± 63 a	29 ± 28 a	1,18	3	0,7587
Septiembre *	34 ± 17 a	49 ± 19 a	73 ± 36 ab	40 ± 19 a	5,48	3	0,0031
Octubre	105 ± 69 a	136 ± 86 a	151 ± 97 a	94 ± 61 a	1,24	3	0,3089
Noviembre	100 ± 58 a	119 ± 70 a	191 ± 112 a	113 ± 69 a	2,86	3	0,0486
Diciembre	101 ± 65 a	123 ± 76 a	192 ± 128 a	98 ± 50 a	3,44	3	0,3286
TOTAL	767 ± 112	967 ± 152	1266 ± 254	781 ± 174			

2. Variación temporal del desfronde

El estudio del desfronde durante 13 años (1991-2003) mostró la existencia de variaciones interanuales (Figura 4.2). El desfronde anual promedio durante este periodo fue 5.188 ± 1.536 , 3.665 ± 1.061 y 3.496 ± 878 kg/ha en la parcela superior, media e inferior respectivamente, existiendo diferencias estadísticamente significativas entre la parcela superior y las otras dos ($F = 22,1$, $p < 0,0001$). El desfronde total recogido en la parcela superior fue mayor que el de las parcelas del medio e inferior (Figura 4.2).

En los años 1995, 2000 y 2003 se produjo la mayor cantidad de desfronde, recogiéndose 5.593, 9.629 y 6.682 kg/ha en la parcela superior, 4.623, 6.179 y 4.599 kg/ha en la parcela del medio y 4.527, 5.301 y 4.404 kg/ha en la parcela inferior, respectivamente. Los años en los que se recogió menos desfronde fueron 1991 y 1997, recogiéndose en la parcela superior 4.070 y 3.992 kg/ha, en la parcela del medio 2.414 y 2.813, y en la parcela inferior 2.441 y 2.655 kg/ha (Figura 4.2).

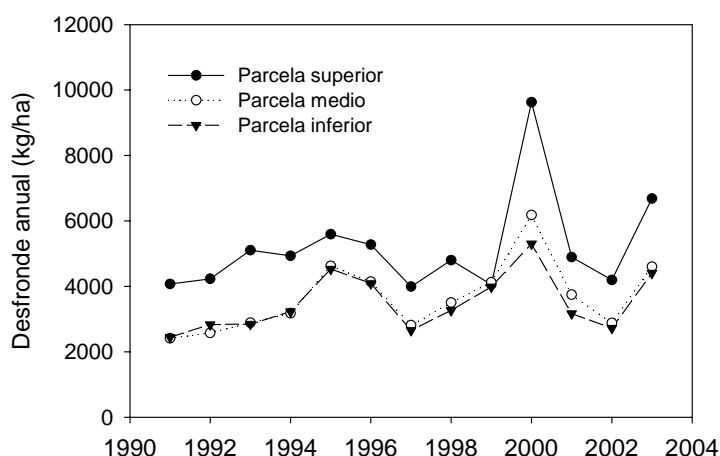


Figura 4.2: Variación del desfronde anual recogido entre los años 1991 y 2003, en las parcelas experimentales.

La fracción más importante del desfronde fueron las acículas, que representaron el 49 %, 53 % y 45 % (parcela superior, media e inferior, respectivamente) de la cantidad total de desfronde recogido (Figura 4.3). El resto de las fracciones, ramas, corteza y piñas, representaron cada una menos del 15 % del total del desfronde (Anexo 4.1).

En la parcela superior se recogió la mayor cantidad anual de acículas, con un promedio de 2.465 ± 446 kg/ha ($F = 14,4$, $p = 0,0007$). En la parcela del medio fue de 1.902 ± 453 kg/ha, y en la parcela inferior de 1.555 ± 421 kg/ha.

El aumento tan significativo del desfronde total en el año 2000 coincidió con un gran aumento de caída de piñas (Figura 4.2 y 4.3). Este aumento se observó en las tres parcelas experimentales, siendo mayor en la parcela superior (Figura 4.2).

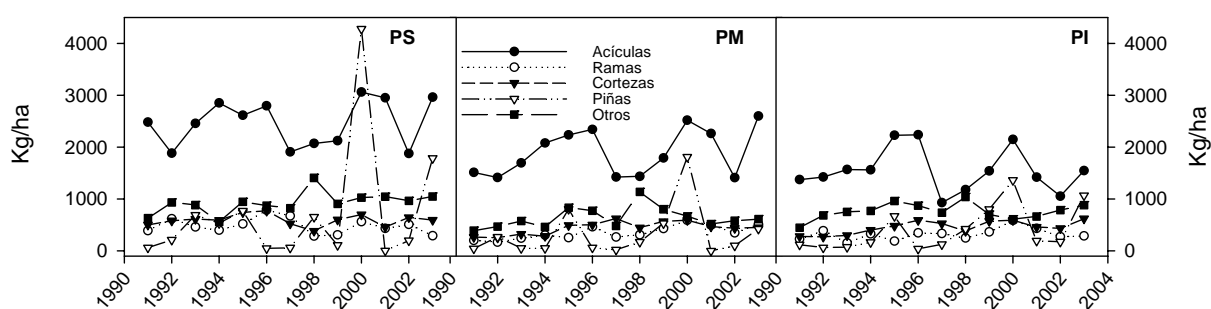


Figura 4.3: Variación interanual de las fracciones de desfonde (acículas, ramas, cortezas, piñas y otros) recogidas entre los años 1991 y 2003, en las parcelas experimentales (PS: parcela superior, PM: parcela del medio, PI: parcela inferior).

Las acículas fueron la única fracción del desfonde que presentó auto-correlación temporal significativa. La caída de las acículas mostró una tendencia de caída periódica cada 12 meses. Este patrón se observó en las tres parcelas experimentales (Figura 4.4).

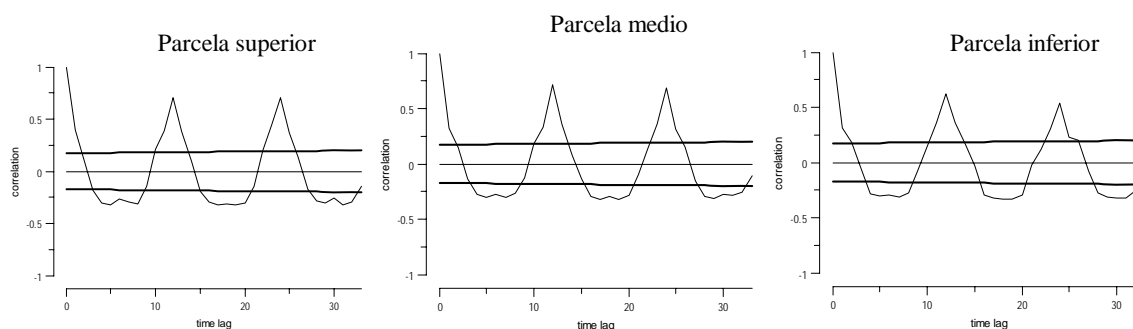


Figura 4.4: Auto-correlación temporal de la caída mensual de acículas de desfonde, en las parcelas experimentales. Las líneas oscuras indican el nivel de significación ($p < 0,05$).

2.1. Contenido de nutrientes en las acículas de desfonde

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre parcelas para la concentración de nitrógeno (N), carbono (C), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg), hierro (Fe), cobre (Cu) y boro (B) en las acículas de desfonde. La concentración de manganeso (Mn) fue menor en las acículas de la parcela inferior, que en las otras dos parcelas. Por el contrario la concentración de azufre (S) y zinc (Zn) fue mayor en las acículas de la parcela inferior (Tabla 4.3).

Existió una variación estacional muy marcada en la concentración de N y P a lo largo de los cuatro años estudiados (2000-2003). Se alcanzaron los valores máximos, a

finales del invierno y principios de la primavera (meses de febrero y marzo), y los mínimos a finales del verano y principios del otoño (mes de septiembre). Estas variaciones se observaron en las tres parcelas experimentales (Figura 4.5).

Tabla 4.3: Media y desviación estándar de la concentración de nutrientes en las acículas de desfronde recogidas entre el año 2000 y el año 2003. Anova de una vía, $p < 0,05$ ($n = 36$). Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas.

	Parcela superior	Parcela medio	Parcela inferior	test	g. l.	p
Nitrógeno (g/kg)	9,7 ± 2,5 a	9,1 ± 2,2 a	10,1 ± 2,9 a	1,58	2	0,2102
Carbono (%)	50,5 ± 0,6 a	50,8 ± 2,0 a	50,8 ± 0,8 a	4,07	2	0,1309
Azufre (g/kg)	0,5 ± 0,2 a	0,5 ± 0,2 ab	0,6 ± 0,3 b	6,54	2	0,0380
Fósforo (g/kg)	0,8 ± 0,22 a	0,8 ± 0,2 a	0,7 ± 0,3 a	2,91	2	0,2332
Potasio (g/kg)	3,1 ± 0,1 a	3,1 ± 0,7 a	2,9 ± 0,8 a	2,51	2	0,2856
Calcio (g/kg)	6,1 ± 1,1 a	6,3 ± 0,9 a	6,2 ± 1,0 a	1,74	2	0,4184
Magnesio (g/kg)	1,0 ± 0,1 a	1,1 ± 0,1 a	10,2 ± 0,1 a	0,05	2	0,9726
Hierro (mg/kg)	129,9 ± 108,7 a	115,9 ± 69,6 a	141,1 ± 68,7 a	5,30	2	0,0706
Manganesio (mg/kg)	276,7 ± 147,6 a	200,4 ± 81,9 a	136,4 ± 49,7 b	38,8	2	<0,0001
Zinc (mg/kg)	47,3 ± 64,7 a	248,9 ± 336,5 b	518,3 ± 594,9 c	51,6	2	<0,0001
Cobre (mg/kg)	3,6 ± 4,0 a	3,66 ± 4,4 a	3,1 ± 1,4 a	2,56	2	0,2778
Boro (mg/kg)	13,1 ± 2,4 a	13,5 ± 2,5 a	13,7 ± 3,4 a	0,36	2	0,8335

La concentración media anual de N fue de 9,78 g/kg, con valores máximos de 15 g/kg en el mes de febrero y mínimos de 5,3 g/kg en el mes de septiembre. La concentración media anual de P fue de 0,8 g/kg, con mínimos de 0,5 g/kg en el mes de septiembre y máximos de 1,2 g/kg en el mes de marzo (Figura 4.5).

En el caso del S también se observó una cierta estacionalidad aunque no tan clara como la de N y P. La concentración media anual fue de 0,5 g/kg, con niveles máximos de 1,1 y mínimos de 0,2 g/kg (Figura 4.5).

La concentración media anual de C fue de 50,7 %, con valores que oscilaron entre 49,7 % y 51,8 %, no observándose diferencias estacionales (Figura 4.5).

La concentración de Ca también presentó cierta estacionalidad, con valores medios anuales de 6,2 g/kg. Se observó un ligero aumento de la concentración media a lo largo de los cuatro años estudiados (Figura 4.5).

En el caso de K también se detectó cierto comportamiento estacional, similar al del N y el P, con la diferencia de que en la primavera del año 2003 las concentraciones alcanzaron valores mínimos, no observándose ningún incremento. La concentración media anual fue de 3,1 g/kg (Figura 4.5).

La concentración media anual de Mg fue de 1,9 g/kg, no observándose diferencias estacionales, ya que la concentración fue muy estable durante todo el periodo estudiado (Figura 4.6).

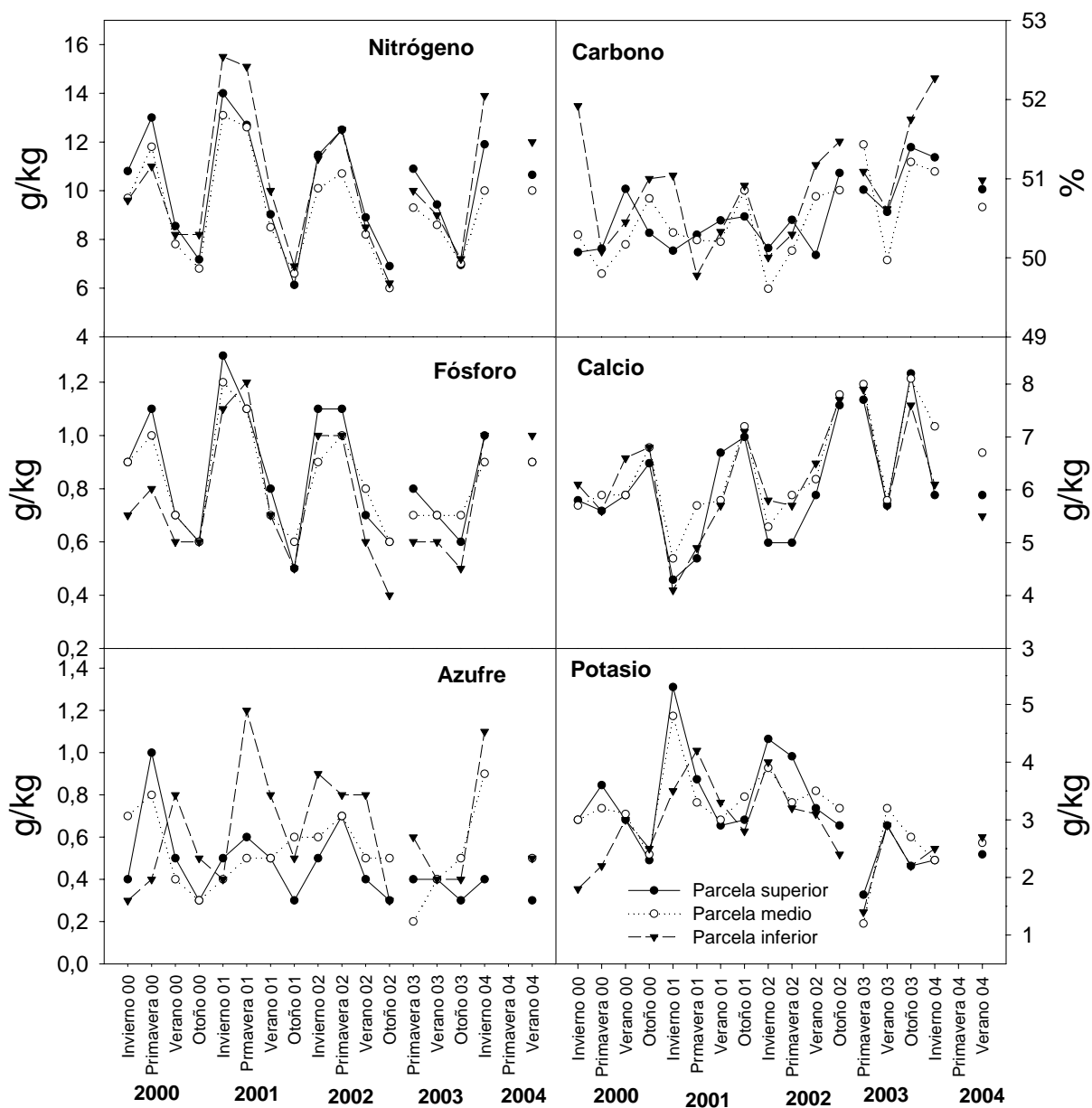


Figura 4.5: Contenido de N, P, S, C, Ca y K en las acúlas de desfronde entre los años 2000-2004. Los datos representan la media por estación (3 meses).

En el caso de los micronutrientes Fe, B, Cu, Mn y Zn no se observaron patrones estacionales significativos. La concentración de Zn mostró importantes fluctuaciones entre parcelas (Figura 4.6).

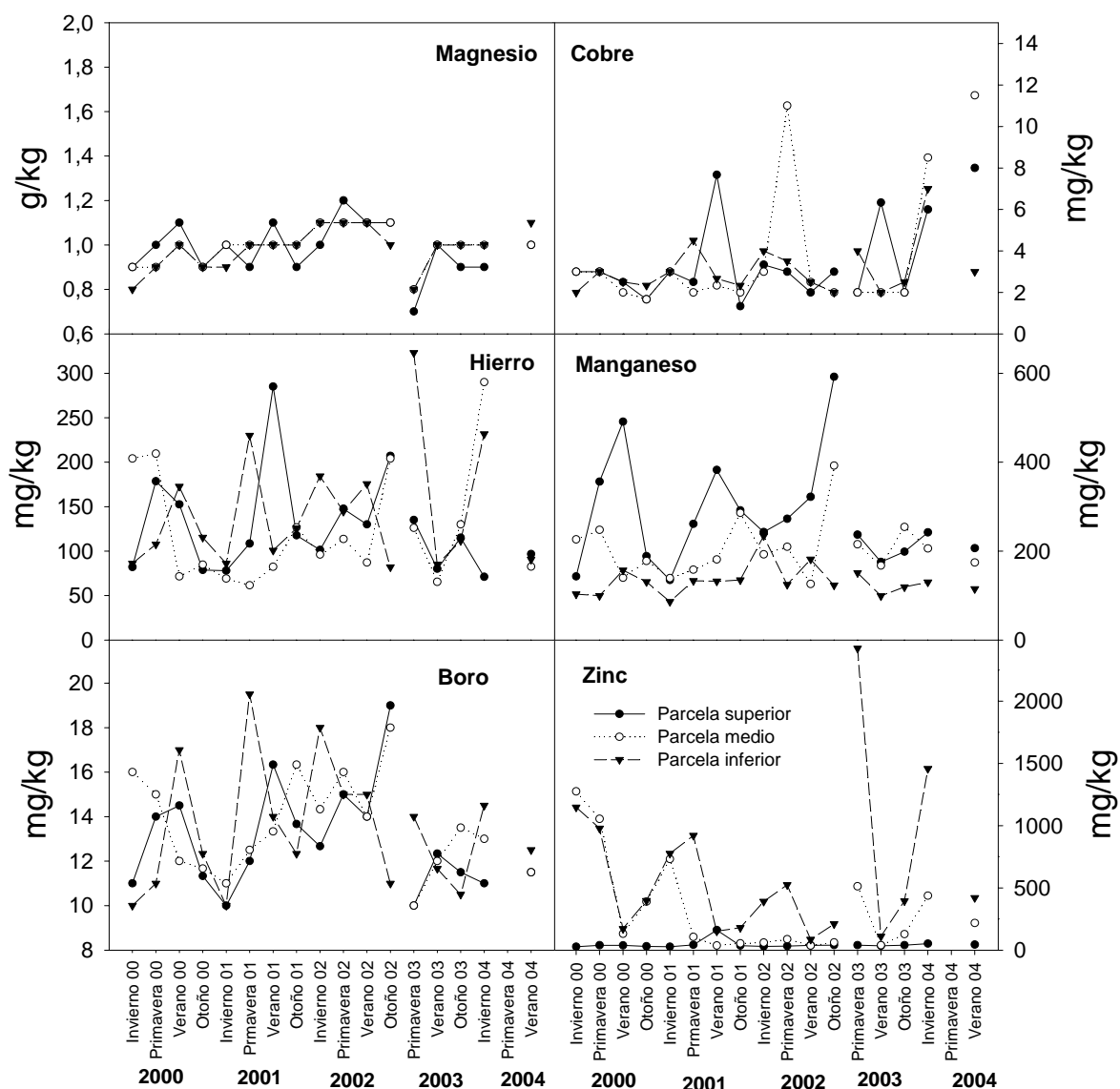


Figura 4.6: Contenido de Mg, Fe, B, Cu, Mn y Zn en las acículas de desfronde entre los años 2000-2004. Los datos representan la media por estación (3 meses).

3. Crecimiento anual de los pinos

El crecimiento anual promedio de los anillos de los pinos adultos estudiados fue de $0,90 \pm 0,17$ mm/año, en la parcela superior, y $1,16 \pm 0,3$ mm/año, en la parcela inferior, existiendo diferencias estadísticamente significativas entre parcelas ($F = 5,811$, $p < 0,026$).

Los años de menor crecimiento fueron 1996, 1997 y 2000, en las dos parcelas. Los valores mínimos se registraron en el año 1996 con un promedio anual de $0,62 \pm 0,08$ mm/año en la parcela superior, y $0,62 \pm 0,08$ mm/año en la parcela inferior. Por el

contrario, los años 2002, 2001 y 1994 fueron los de mayor crecimiento en la parcela superior, con crecimientos medios de 1,05 mm/año ($F = 1,9434$, $p < 0,044$). En la parcela inferior los años de mayor crecimiento fueron 2001, 1995 y 1994 con valores superiores 1,25 mm/año ($F = 51,46$, $p < 0,001$) (Figura 4.7A).

El crecimiento anual de los anillos de los árboles no presentó cambios bruscos en su tendencia para $\alpha = 0,01$; $0,05$ y $0,1$. Sin embargo, para $\alpha \geq 0,2$ se observó un cambio en la tendencia en los años 1996 y 1998 (Figura 4.7 B).

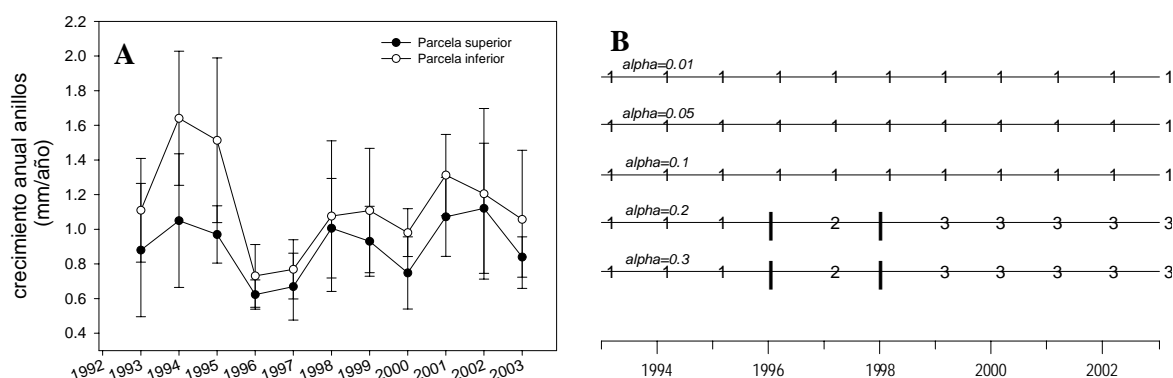


Figura 4.7: A) Crecimiento anual de los anillos de los pinos en las parcelas superior e inferior, entre 1993 y 2003. Los puntos indican los valores medios \pm desviación estándar ($n = 2$). B) Cluster cronológico del crecimiento de los anillos de los pinos entre 1993 y 2003. Las líneas verticales representan cambios repentinos en las series. Los números indican los grupos. Con un α pequeño (0,01) se pueden ver los cambios más fuertes experimentados mientras que con α s mayores se alcanza un grado de detalle mayor de manera que se pueden detectar cambios más leves.

4. Relación entre la variabilidad climática, el crecimiento anual de los árboles y el desfronde

Existió una alta correlación entre la caída de acículas y la temperatura media mensual registrada en las tres parcelas experimentales ($r = 0,7$, $p < 0,05$). Esta correlación fue mucho menor entre la caída de acículas y la precipitación ($r = 0,4$, $p < 0,05$). La máxima correlación temporal observada entre la temperatura y el desfronde de acículas se produjo para un intervalo de un mes (+ 1). Para la precipitación la máxima correlación temporal se observó para un intervalo de dos meses (- 2) (Tabla 4.4). En el caso de la caída de piñas la máxima correlación se observó con las temperaturas del mes de mayo ($r = 0,65$, $p < 0,05$) en las tres parcelas experimentales.

El análisis de máxima correlación entre la precipitación y el crecimiento anual de los anillos mostró una relación negativa, $r = -0,64$, $p < 0,05$ (parcela superior) y $r = -0,73$, $p < 0,05$ (parcela inferior). La máxima correlación temporal observada entre la precipitación y crecimiento anual de los anillos se produjo en el mismo año (+ 0).

Tabla 4.4: Resultados de las correlaciones máximas entre la caída mensual media de acículas y piñas, la temperatura máxima mensual registrada en las parcelas experimentales y la precipitación mensual de la parcela control de Cerro Pelado. Los números en negrita son significativos para $p < 0,05$. Los valores por encima de la línea de ceros indican el índice de correlación, y los valores por debajo de la línea de ceros indican cuando es máxima la correlación (cada unidad representa un mes) (Tabla obtenida a partir del programa Brodgar).

	Acículas	Piñas	Precipitación	Temperatura
Acículas	0	0,39	0,44	0,71
Piñas	-10	0	0,22	0,31
Precipitación	-2	-7	0	-0,49
Temperatura	1	11	0	0

A partir del cluster cronológico se identificaron cambios repentinos en las series temporales para la caída de acículas y piñas, y para la precipitación y temperatura, desde el año 1993 hasta el año 2003. Con un α pequeño (0,01) se pueden ver los cambios más fuertes experimentados mientras que con α mayores se alcanza un grado de detalle mayor de manera que se pueden detectar cambios más leves (Figura 4.8 y 4.9).

Para un nivel de significación de $\alpha = 0,01$ la caída de acículas mostró 6 cambios bruscos a lo largo del tiempo. Estos cambios se produjeron durante los siguientes meses: 8 (agosto de 1993), 11 (diciembre de 1993), 43 (julio de 1996), 47 (noviembre de 1996), 56 (agosto de 1997) y 59 (diciembre de 1997). Estos momentos se corresponden con los periodos estivales y de invierno de los años 1993, 1996 y 1997 (Figura 4.8 y 4.9).

La caída de piñas también mostró 6 cambios para un nivel de significación de $\alpha = 0,01$, pero en periodos distintos a las acículas. Los cambios en la serie se produjeron en los siguientes meses: 28 (abril de 1995), 31 (julio de 1995), 60 (diciembre de 1997), 87 (marzo de 2000), 95 (noviembre de 2000) y 124 (abril de 2003) (Figura 4.8 y 4.9).

Para la precipitación mensual se observaron cinco momentos de cambio en la serie temporal para un nivel de significación de $\alpha = 0,01$. Estos momentos fueron: 48 (diciembre de 1996), 50 (febrero de 1997) y 130 (octubre de 2003). Estos momentos corresponden a momentos entre el otoño y el invierno de los años 1996, 1997 y 2003 (Figura 4.8 y 4.9).

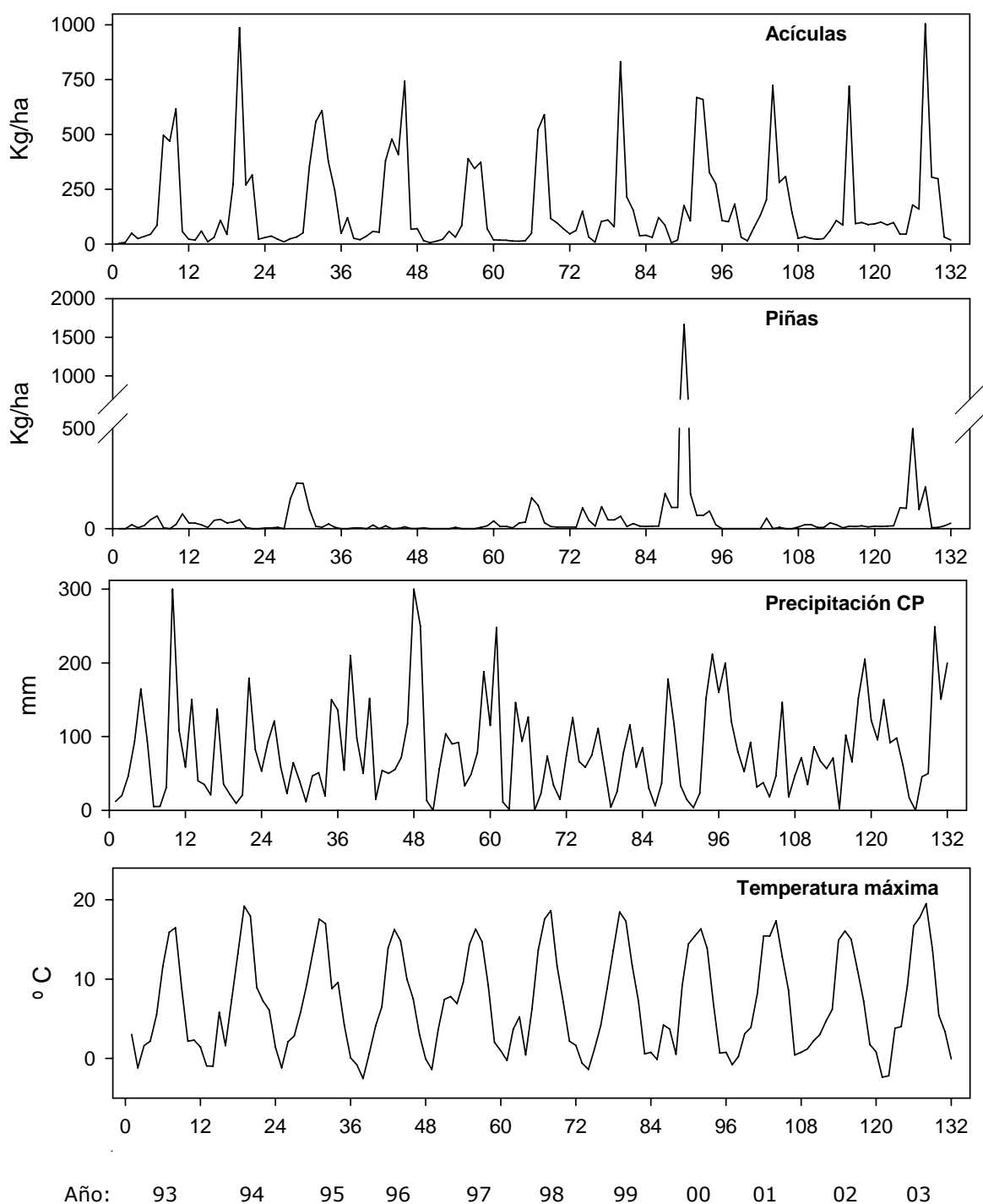
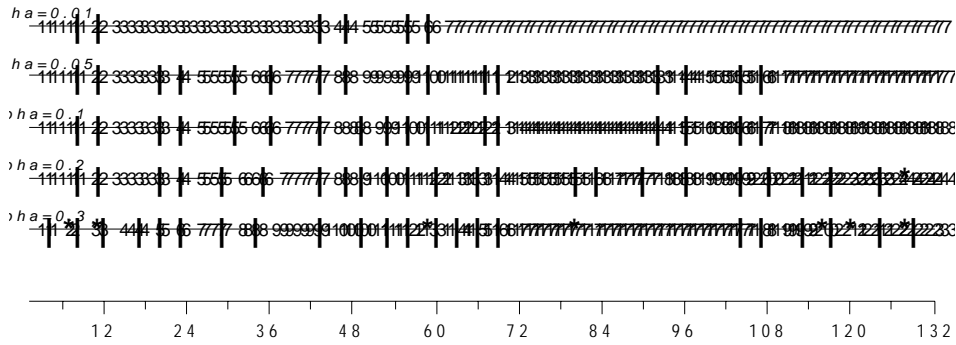
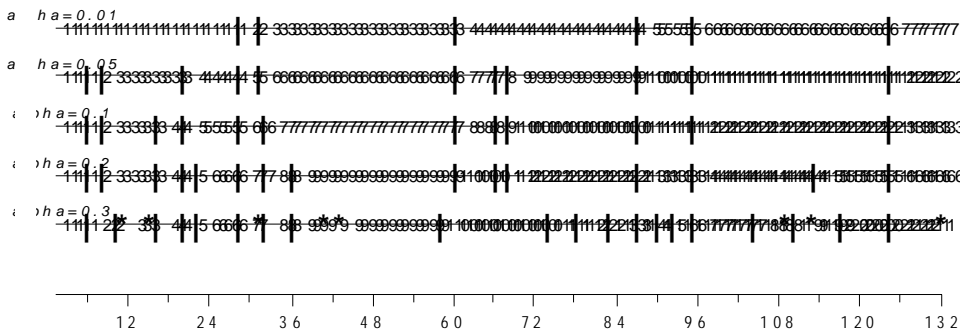


Figura 4.8: Variación media mensual de la caída de acículas y piñas, precipitación mensual de la parcela control Cerro Pelado y temperatura máxima mensual de las parcelas experimentales, entre el año 1993 y el año 2003. Periodo de estudio: 132 meses (mes 1: enero 1993 y mes 132: diciembre de 2003).

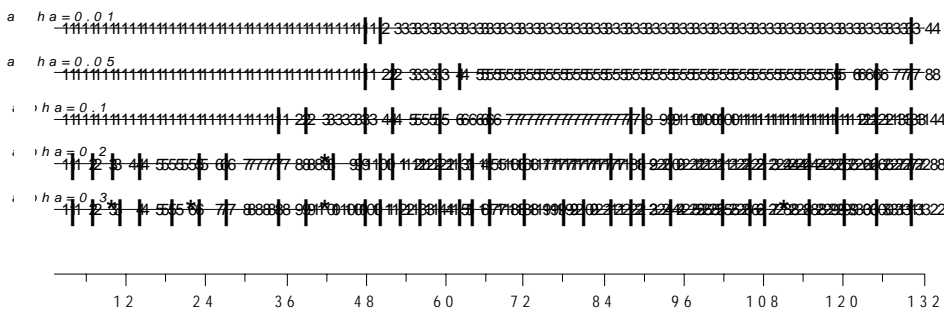
Acículas



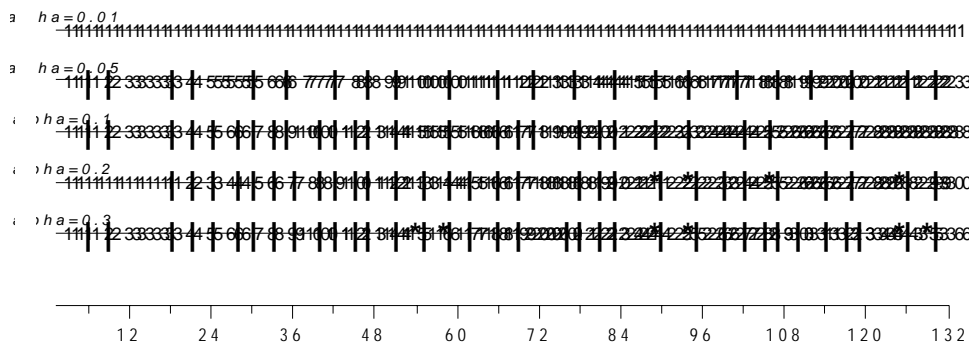
Piñas



Precipitación CP



Temperatura



Año: 93 94 95 96 97 98 99 00 01 02 03

Figura 4.9: Resultados del cluster cronológico aplicado a la caída mensual de acículas y piñas, a la precipitación mensual de la parcela control de Cerro Pelado y a la temperatura máxima mensual de las parcelas experimentales, entre 1993 y 2003. Las líneas verticales representan cambios repentinos en las series. Los números indican los grupos. El eje X indica el número de periodos que se han considerado, 1: enero 1993 y 132: diciembre de 2003.

Sin embargo, para la temperatura mensual no se observó ningún cambio brusco en la tendencia durante el periodo de estudio para $\alpha = 0,01$ (Figura 4.8 y 4.9). Con niveles mayores de significación ($\alpha = 0,01; 0,05; 0,1; 0,2$ y $0,3$) en todos los casos se observaron más cambios en las series temporales.

La concentración de macronutrientes (N, C, S, P, K, Ca y Mg) de las acículas de desfronde se relacionó significativamente con la caída de las mismas ($r > 0,7, p < 0,05$, excepto para el K, donde $r = 0,53, p < 0,05$), no observándose esta relación para los micronutrientes, excepto para el Fe (Tabla 4.5). La disminución observada en la concentración de N a finales de la época estival se relacionó con un aumento de la caída de acículas. Este comportamiento también se observó en la concentración de P, la correlación fue máxima con una diferencia de 2 periodos (- 2), que equivalen a 6 meses (Tabla 4.5).

La temperatura también se correlacionó con los macronutrientes, excepto con el K, pero en este caso la relación fue negativa, siendo máxima con una diferencia de 1 periodo (- 1), que equivale a 3 meses (Tabla 4.5).

La precipitación se relacionó positivamente con la concentración de N, C, P y Ca. Esta relación fue máxima con una diferencia temporal de un periodo (- 1), equivalente a 3 meses. Las precipitaciones de la primavera se relacionaron significativamente con la concentración de macronutrientes de las acículas durante el verano (Tabla 4.5).

Tabla 4.5: Correlaciones máximas entre la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde (N, C, S, P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu y B) y la temperatura (Temp) y precipitación (Pre) de la zona de estudio. Los números en negrita son significativos para $p < 0,05$. Los valores por encima de la línea de ceros indican el índice de correlación, y los valores por debajo de la línea de ceros indican cuando es máxima la correlación (cada unidad representa tres meses) (Tabla obtenida a partir del programa Brodgar).

	Pre	Temp	Aciculas	N	C	S	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	B
Pre	0	0,51	0,74	0,62	0,6	-0,42	0,6	-0,39	0,55	0,47	-0,56	0,34	-0,43	0,44	0,24
Temp	1	0	0,83	-0,78	-0,73	-0,74	-0,72	-0,42	-0,66	-0,56	0,55	0,28	0,4	-0,41	0,25
Aciculas	1	0	0	0,86	0,86	0,77	0,88	0,53	0,81	0,7	0,51	-0,28	0,43	-0,46	-0,44
N	-1	-1	-2	0	0,94	0,57	0,97	0,45	0,84	0,67	-0,43	-0,51	-0,44	0,49	-0,5
C	-1	-1	-2	0	0	0,58	0,98	0,72	0,98	0,88	-0,42	-0,42	-0,37	0,39	0,51
S	1	-1	-2	0	0	0	0,59	0,38	0,56	0,49	-0,78	0,46	-0,58	0,43	0,57
P	-1	-1	-2	0	0	0	0	0,58	0,92	0,78	-0,47	-0,46	-0,38	0,5	0,44
K	-2	-1	-2	0	0	0	0	0	0,86	0,96	-0,41	0,32	-0,37	-0,16	0,62
Ca	-1	-1	-2	0	0	0	0	0	0,96	0,96	-0,38	0,39	-0,3	0,3	0,58
Mg	-1	-1	-2	0	0	0	0	0	0	0	-0,36	0,37	-0,22	-0,17	0,62
Fe	1	1	1	1	1	2	1	0	1	2	0	0,56	0,48	-0,25	-0,47
Mn	2	-1	-2	0	0	-1	0	-2	-2	-2	0	0	-0,3	-0,33	0,77
Zn	1	1	2	2	2	-2	2	0	2	2	0	-1	0	-0,27	-0,4
Cu	-1	0	0	0	0	0	0	2	0	2	-2	-2	2	0	-0,34
B	2	0	-1	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-2	0	0	2	0

El modelo que mejor se ajustó a las tendencias fue el 1d (Tabla 4.6). Este modelo considera 4 tendencias comunes en las series de los nutrientes, sin incorporar las variables explicativas, precipitación y temperatura.

Tabla 4.6: Valores de AIC obtenidos tras la aplicación de DFA en las series temporales de la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde. El valor más bajo de AIC indica el modelo que mejor se ajusta a la serie

Modelo	Tendencias comunes	AIC	Variable explicativa
1a	1	556,94	
1b	2	168,71	
1c	3	150,89	
1d	4	144,82	
1e	5	162,76	
1f	6	191,68	
2a	1	579,66	Precipitación
2b	2	2152,86	Precipitación
2c	3	459,89	Precipitación
2d	4	678,68	Precipitación
3a	1	580,49	Temperatura
3b	2	3265,98	Temperatura
3c	3	344,67	Temperatura
3d	4	848,79	Temperatura

La primera tendencia (T1) mostró una relativa estacionalidad durante el periodo estudiado, con máximos y mínimos periódicos. Esta tendencia fue explicada principalmente por el N y el P. La segunda tendencia (T2) mostró un incremento irregular hasta el periodo 14 (correspondiente al verano del año 2003), donde se produjo un descenso significativo de la tendencia. Esta fue explicada principalmente por el K y el Mg. La tercera tendencia (T3) mostró un descenso significativo en el periodo 5 (correspondiente al invierno del año 2001), y otro en el periodo 15 (correspondiente al otoño del año 2003). Esta tercera tendencia fue más importante para el S y para las concentraciones de los micronutrientes Fe, Mn y B. Y por último la cuarta tendencia (T4) mostró un significativo incremento a partir del periodo 15 (correspondiente al otoño del año 2003). Esta tendencia fue importante para la concentración de Cu (Figura 4.10).

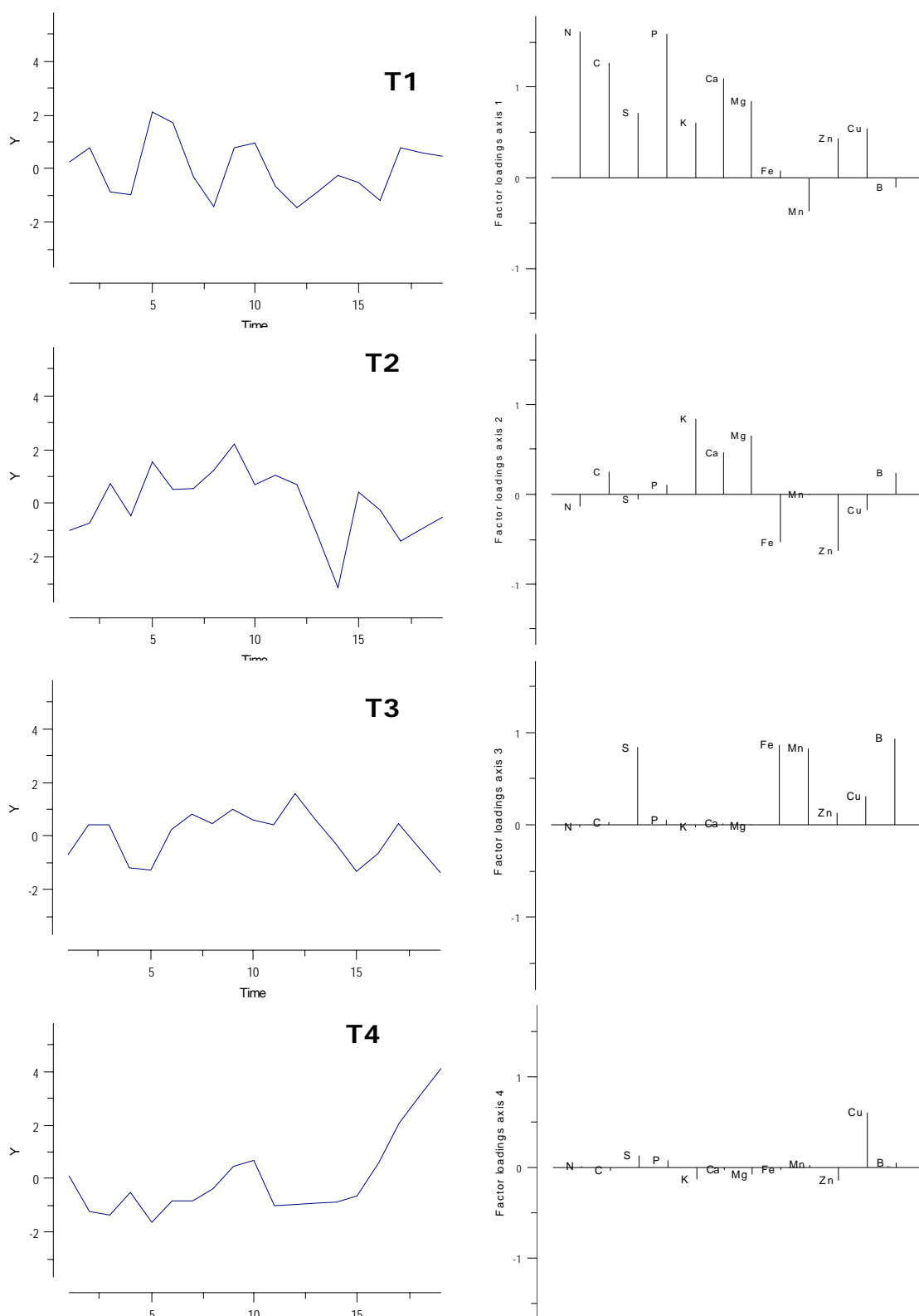


Figura 4.10: Resultados del modelo 1d obtenido al aplicar DFA a la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde. La primera columna de la figura muestra las cuatro tendencias (T1, T2, T3 y T4) (izquierda) y la segunda columna los factores de carga de cada tendencia (derecha), de los nutrientes N, C, S, P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, B de las acículas de desfronde. Las series están estandarizadas por lo que el eje Y no tiene unidades. El eje X representa los periodos de tiempo estudiados (1 periodo = 3 meses).

IV. DISCUSIÓN

Las cantidades anuales de desfronde total observadas entre 1993 y 2003 en las parcelas experimentales, 4.116 ± 932 kg/ha, se encuentran dentro del rango de producción del pino silvestre (Blanco 2004, Gundersen *et al.* 1998, Pausas 1997, Puigdefábregas y Alvera 1977). Sin embargo, estas cantidades fueron superiores a las observadas por otros estudios en el norte de la Península, donde las cantidades de desfronde oscilaron entre 1.200 y 3.200 kg/ha en los Pirineos, en el Moncayo (Alvera 1980, Pausas *et al.* 1994, Pausas 1997), o en Salamanca (Santa Regina *et al.* 1989). También estudios realizados en el norte de Europa muestran valores inferiores a los obtenidos en Valsaín, donde se observaron valores entre 800 y 1.600 kg/ha en experiencias realizadas en Suecia (Albrektson 1988, Flower-Ellis 1985, Mälkonen 1974), valores de 1.400 kg/ha en Polonia (Brey Meyer 1991) o de 800 kg/ha en Finlandia (Mälkonen 1974). Por el contrario producciones de diferentes especies del género *Pinus* en climas tropicales alcanzan niveles de desfronde mucho mayores, llegando a los 10.000 kg/ha en algunas experiencias realizadas en Brasil para *Pinus caribea* (Smith *et al.* 1998a). Estas diferencias encontradas entre distintas latitudes confirman la hipótesis de que la variabilidad climática influye significativamente en la dinámica del desfronde (Berg y Meentemeyer 2001).

La fracción más importante del desfronde correspondió a las acículas, representando prácticamente el 50 % del total (1.974 ± 459 kg/ha), estos valores coincidieron con los observados por otros autores, 2.772 kg/ha (a 1.540 m. s. n. m.) y 1.015 kg/ha (a 1.380 m. s. n. m.) en el Pirineo (Pausas 1993b), ó 1.024 kg/ha en Finlandia (Helmisaari *et al.* 2002). Sin embargo, otros trabajos han observado que el porcentaje de acículas respecto al total del desfronde representa casi el 70 % (Blanco 2004, Puigdefabregas y Alvera 1977,). La relación acículas/desfronde se relaciona con el estado de desarrollo de los árboles, alcanzando el mayor porcentaje hacia la mitad de la vida del árbol, coincidiendo con las máximas tasas de respiración y fotosíntesis, y reduciéndose con la madurez del árbol (Puigdefabregas y Alvera 1977). Los árboles de la zona de estudio superan la mayoría los 100 años, por lo que ya han pasado el periodo de máxima producción y por eso el porcentaje de acículas está en torno al 50 %.

Se encontró que la variabilidad estacional de caída de acículas en Valsaín siguió un patrón diferente al encontrado por otros autores para *Pinus sylvestris* en regiones más septentrionales (Berg *et al.* 1999, Guerrero-Campo *et al.* 1998). En Valsaín, los meses de mayor caída de acículas fueron agosto y septiembre, y no octubre y noviembre como describen otros trabajos (Blanco 2004, Puigdefabregas y Alvera 1977, Santa Regina y Tarazona 2001). Este adelanto en la caída de las acículas se produjo como consecuencia de un mayor estrés hídrico durante el periodo estival, lo que hace que el árbol no pueda mantener toda la biomasa foliar y provoque la caída de las acículas más viejas (Pausas 1997). Este hecho lo confirma la alta correlación encontrada entre la caída de acículas y la temperatura ($r = 0,77$, $p < 0,05$) (Kouki y Hokkanen 1992, Martínez-Alonso *et al.*

2003). El aumento de las temperaturas y de la radiación solar, en la época estival, junto con la disminución de las precipitaciones, son los factores más relevantes en este adelanto de la caída de acículas (Guerrero *et al.* 1998, Martínez-Alonso *et al.* 2003, Pausas *et al.* 1994 y Pausas 1997).

La caída de piñas representó menos del 10 % del desfronde total, salvo en el año 2000 que superó el 25 %, llegando al 40 % en la parcela superior. Esta caída anómala podría estar relacionada con tormentas asociadas a fuertes vientos que hicieron que se cayesen las piñas (Agren y Knetch 2001, Cuevas y Lugo 1998). Las piñas recogidas en el año 2000, fueron fruto de la inducción de yemas que se produjo durante la primavera de 1997, floreciendo durante el año 1998 (Helmisaari *et al.* 2002). El comportamiento irregular del año 2000 también podría relacionarse con un periodo anómalo durante la primavera y el verano de 1997, ya que durante ese año la primavera fue muy calurosa, seguida de un periodo lluvioso y frío, entre mayo y agosto. Esa primavera calurosa pudo influir en una producción anómala de yemas, provocando *a posteriori* un aumento en la caída de piñas durante el año 2000 (Mutke *et al.* 2005, Sork *et al.* 1993). Estas variaciones en la temperatura y precipitación provocaron una alteración en el ritmo trianual de producción de piñas, adelantando un año el proceso de la vecería.

Las relaciones observadas entre la precipitación y temperatura, y la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde, sólo fueron significativas para los macronutrientes, y no para los micronutrientes, salvo para el Fe. Las diferencias observadas fueron consecuencia de procesos de retranslocación producidos por el árbol antes de eliminar las acículas (Nambiar y Fife 1991), coincidiendo con la época estival (altas temperaturas y pocas precipitaciones). Los árboles hicieron un uso diferenciado de los nutrientes en función del tiempo (Killingbeck 1996). Entre los meses de agosto y septiembre, momento de mayor caída de acículas, la concentración de los macronutrientes fue mucho menor que la observada durante la época de invierno. Esto se observó principalmente para el N y P (Nambiar y Fife 1991), con máximos en invierno y mínimos en verano. Las concentraciones de N y P durante el invierno se asemejaron a las de las acículas vivas (12 vs 14,8 para el N y 1,2 vs 1,4 para el P) (González Cascón datos Nivel II inéditos de Valsaín). Las acículas del desfronde recogidas durante la época invernal fueron principalmente acículas del año en curso, que se habrían caído por procesos mecánicos, fuertes vientos, etc. (Cuevas y Lugo 1998). Por el contrario, las acículas recogidas durante la época estival fueron acículas viejas en las que la mayor parte del N y P se habría retranslocado (Vitousek 1982). Este hecho se confirma por la relación negativa ($r = -0,7$, $p < 0,05$) observada entre la temperatura y la concentración de N y P.

La concentración de N y P en la primavera de 2001 fue ligeramente superior a la de los años 2002 y 2003. El año 2001 fue el más seco de los tres. El año más seco tuvo las mayores concentraciones de N y P, aunque no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre la concentración de estos elementos en la primavera de los años 2001, 2002 y 2003.

El Ca y el Mg, a diferencia de otros elementos, no se retiran de las acículas antes de la senescencia (Chapin 1980, Finér 1996, Ryan y Bormann 1981), sino que se acumulan con la edad de la hoja, siendo poco susceptibles al lavado y a la retranslocación. Por esta razón las correlaciones observadas con la temperatura y precipitación fueron más bajas que para otros nutrientes como el N, incluso no fueron significativas en el caso del Mg y la precipitación.

La relación positiva observada entre la precipitación y la concentración de nutrientes en las acículas pudo ser consecuencia del incremento en la caída de acículas verdes (vivas), por efecto mecánico (Cuevas y Lugo 1998). Por el contrario, algunos trabajos en bosques tropicales (Wood *et al.* 2005) sugieren la existencia de relaciones negativas entre la precipitación y la concentración de algunos nutrientes, como el P, por efecto de lavado, pero en regiones con una precipitación media anual de 4.200 mm. Aunque en este capítulo no se ha estudiado la descomposición de los nutrientes en el suelo, ni la variación temporal de la humedad del suelo, se consideran dos factores importantes para estudiar en futuros trabajos, ya que podrían estar condicionando las relaciones entre la precipitación y la concentración de nutrientes de las acículas del desfronde (Kavvasdias *et al.* 2001, Wood *et al.* 2005).

El análisis de factores dinámicos mostró cuatro tendencias temporales bien diferenciadas para la concentración de nutrientes de las acículas. La primera fue importante para el N y P, confirmando la estacionalidad temporal de estos nutrientes (Nambiar y Fife 1991). La segunda mostró una disminución temporal de la concentración de K en el año 2003, que puede ser debido a la solubilidad de este elemento (Veneklaas 1991), ya que fue un año significativamente húmedo. La tercera y cuarta tendencia se relacionaron principalmente con las concentraciones de micronutrientes, siendo estables a lo largo del tiempo estudiado.

Las variaciones climáticas interanuales observadas durante los años 1993 y 2003 tuvieron una clara relación con el desfronde y el crecimiento de los anillos de los árboles. Tras un periodo de sequía, como fueron los años 1994 y 1995, se observó un cambio repentino en la caída de acículas y en el crecimiento de los anillos de los árboles, siendo el año 1996 uno de los que menos crecieron los anillos y de los que más desfronde se recogió, encontrándose una relación negativa entre la precipitación y el crecimiento anual (Génova 2000).

Los años 1996 y 1998 fueron identificados como momentos de cambio aunque tenues en la tendencia de los anillos de crecimiento de los árboles ($\alpha > 0,02$). Los años calurosos y secos (1994 y 1995) no favorecieron el crecimiento anual de los anillos del siguiente año coincidiendo con lo encontrado por Camarero *et al.* (2002) en poblaciones de *Abies alba* situadas en el límite meridional de la distribución de esta especie.

El entendimiento de las diferencias encontradas entre el pinar de Valsaín y otros pinares mediterráneos más septentrionales podrá servir para realizar futuras experiencias de predicción y adaptación de los ecosistemas de montaña a los cambios

climáticos en regiones mediterráneas, donde las condiciones del clima se harán cada vez más extremas (Peñuelas *et al.*2002).

Conclusiones

La variabilidad climática observada en la década de estudio provocó profundas alteraciones en la dinámica del dosel y en el crecimiento. La variabilidad estacional de caída del desfronde, en particular de las acículas, se vio adelantada en el tiempo, respecto a la estacionalidad que presenta esta misma especie en latitudes más septentrionales. Esta variabilidad se relacionó principalmente con la temperatura. Se observó una relación negativa entre el crecimiento de los árboles y años secos y calurosos, como 1994 y 1995, influyendo negativamente en el crecimiento del año siguiente. El nitrógeno y el fósforo en el desfronde se relacionaron negativamente con la caída de acículas como consecuencia de cambios en la intensidad de los procesos de retranslocación. En los años secos, la concentración de estos elementos en la acícula fue mayor, generando una pérdida importante de nutrientes. El ritmo trianual en la producción de piñas se vio adelantado como consecuencia de variaciones de temperatura y precipitación durante la inducción de las yemas.

V. BIBLIOGRAFÍA

- Albaugh, T.J., Allen, H.L., Dougherty, P.M., Jonhsen, K.H.** (2004). Long term growth responses of loblolly pine to optimal nutrient and water resource availability. *Forest Ecology and Management* 192: 3-19.
- Agren, G. I. & Knecht, M.** (2001). Simulation of soil carbon and nutrient development under *Pinus sylvestris* and *Pinus contorta*. *Forest Ecology and Management* 141: 117-129.
- Albrektson, A.** (1988). Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in relation to site quality, stand age and latitude. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3:333-342.
- Alvera, B.** (1980). Retorno al suelo de material orgánica y bioelementos minerales en dos bosques altoaragoneses. *P. Centr. Pir. Biol. Exp.* 12: 55-62.
- Aniol, R. W.** (1983). Tree ring analysis using CATRAS. *Dendrochronologia* 1:45-53.
- Arneth, A., Kelliher, F. M., McSeveny, T. M. & Byers, J. N.** (1998). Net ecosystem productivity, net primary productivity and ecosystems carbon sequestration in a *Pinus radiata* plantation subject to soil water deficit. *Tree Physiology* 18: 785-793.
- Battisti, A.** (1988). Host-plant relationships and population dynamics of the Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiffermüller). *Journal of Applied Entomology* 105: 550-555.
- Bell, M. A. & Legendre, P.** (1987). Multicharacter chronological clustering in a sequence of fossil sticklebacks. *Systematic. Zoology.* 63 (1): 52-61.
- Berg, A. A., Albrektson, A., Berg, M. P., Corina, J., Johansson, M-B., Gallardo, A., Madeira, M., Pausas, J., Kratz, W., Vallejo, R. & McClaugherty, C.** (1999). Amounts of litter fall in some pine forests in a European transect, in particular Scots pine. *Annals of Forests Science* 56: 625-639.
- Berg, B. & Meentemeyer, V.** (2001). Litter fall in some European coniferous forests as dependent on climate: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 292-301.
- Blanco, J. A.** (2004) La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de Pino silvestre de los Pirineos Navarros. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra, 304pp.
- Blanco, J. A., Zavala, M. A., Imbert, J. B. & Castillo, F. J.** (2005). Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management* 213: 209-228.
- Breymeyer, A. I.** (1991). Comparative análisis of organic matter transformation in coniferous forests in Europe. En Nakagoshi, N. y Golley, F.B. (Eds.). *Coniferous forest ecology from an international perspective* pp. 161-177. SPB Academic Publishing bv. La Haya.
- Camarero, J. J., Padró, A. & Martín, E.** (2002). Aproximación dendroecológica al decaimiento del Abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo Aragonés. *Montes* 70:26-33.
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, J. A. & Gómez, J. M.** (2004). Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *J Ecology* 92: 266-277.

- Castro, M., Martín-Vide, S. & Alonso, S.** (2004). El clima de España: pasado, presente y escenarios de clima para el siglo XXI. In: Moreno JM (ed.) Evaluación de los impactos del cambio climático en España. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid (pp 3-64).
- Chapin, F. S.** (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chertov, O. G., Komarov, A. S. & Tsiplianovsky, A. M.** (1999). A combined simulation model of Scot pine, Norway spruce and silver birch ecosystems in the European boreal zone. *Forest Ecology and Management* 166: 189-206.
- Cleveland, R. B., Cleveland, W. S., McRae, J. E. & Terpenning, I.** (1990). STL: A seasonal-trend decomposition procedure based on loess. *Journal Official Statistic* 6: 3-73.
- Cuevas, E. & Lugo, A. E.** (1998). Dynamics of organic matter and nutrient return from litterfall in stands of ten tropical tree plantation species. *Forest Ecol. Manage.* 112: 263-279.
- Cutini, A.** (2002). Litter fall and leaf area index in the CONECOFOR Permanent Monitoring Plots. *Journal of Limnology (Suppl.1)*: 62-68.
- Demolin, G.** (1969). Bioecología de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climáticos. *Boletín del Servicio de Plagas Forestales* 12:9-24.
- Escudero, A., del Arco, J. M., Sanz, I. C. & Ayala, J.** (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- Finér, L.** (1996). Variation in the amount and quality of litterfall in a *Pinus sylvestris* L. stand growing on a bog. *Forest Ecology and Management* 80: 1-11.
- Flower-Ellis, J. G. K.** (1985). Litterfall in an age series of Scots pine stands: summary of results for the period 1973-1983. *Swed. Univ. Agric. Sci. Institute of Ecology and Environmental Research Report* 19: 75-94. Upspsala.
- Ganjegunte, G. K. C., Condrón, L. M.; Clinton, P. W. & Davis, M. R.** (2005) Effects of mixing radiata pine needles and understory litters on decomposition and nutrients release. *Biology and Fertility of Soils* 41: 310-319.
- Génova, M.** (2000). Anillos de crecimiento y años característicos en el Sistema Central (España) durante los últimos cuatrocientos años. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 96: 33-42.
- González Cascón, M. R., López Arias, M. & Minaya, M. T.** (1994). Balance de entradas/salidas de cationes en una pequeña cuenca forestal de *Pinus sylvestris* en la Sierra de Guadarrama. *Ecología* 8: 157-166.
- Gower, S. T., Reich P. B. & Son, Y.** (1992). Leaf longevity and its control on canopy structure and carbon assimilation by five tree species. *Tree Physiology* 12: 327-345.
- Gracia, C. A., Sabaté, S., López, B., Sánchez, B.** (2001). Presente y futuro del bosque mediterráneo: balance de carbono, gestión y cambio global. En: *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. AEET. CSIC Press, Granada.
- Guerrero-Campo, J. Camarero, J. J. & Gutiérrez, E.** (1998). Crecimiento estacional y caída de acículas en *Pinus sylvestris* y *P. Uncinata*. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For* 7 (1 y 2): 155-172.

- Gundersen, P., Emmett, B. A., Kjonaas, O. J., Koopmans, C. J. & Tietema, A.** (1998). Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management* 101: 37-55.
- Helmisaari, H. S., Makkonen, K., Kellomäki, S., Valtonen, E. & Mälkönen, E.** (2002) Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165: 317-326.
- Hernández, I. H., Gallardo, J. F. & Santa Regina, I.** (1992). Dynamic of organic matter in forests subject to a Mediterranean semi-arid climate in the Duero basin (Spain): litter production. *Acta Oecologica* 13 (1): 55-65.
- Holmes, R. L.** (1983). Computer-assited quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69-78.
- ICP Forests (International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forest).** (1998). Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. Hamburg/Geneva: Programme Co-ordinating Center, UN/ECE .
- Jarvis, P. G. & Leverenz, J. W.** (1983). Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. in *Ecosystem processes: mineral cycling, productivity, and man´s influence*. O. L. Lange, Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. New York, Springer-Verlag, USA. 12D: 233-280.
- Júdez, L.** (1993). Métodos estadísticos para su aplicación en agricultura. Monografía. ETSI Agrónomos. Madrid, 344 pp.
- Kavvasdias, V. A., Allfragis, D., Tsiontsis, A., Brofas, G. & Stamatelos, G.** (2001) Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management* 144: 113-127.
- Killingbeck, K. T.** (1996). Nutrients resorption in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resoprtnion proficiency. *Ecology* 77: 1716-1727.
- Kuoki, J. & Hokkanen, T.** (1998). Long-term needle litterfall of Scot pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperature factors. *Oecologia* 89: 176-181.
- Legendre, P., Dallot, S. & Legendre, L.** (1985). Succession of species within a community: chronological clustering, with application to marine and freshwater zooplankton. *The American Naturalist* 125: 257-288.
- López Arias, M.** (1999). Manual de campo para la recogida de muestras de deposición. XIII Curso de formación para técnicos especialistas en evaluación de daños en bosques. INIA
- Mälkönen, E.** (1974). Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pine stands. *Comm. Ins. For. Fenn.* 84.5.
- Manrique, E. F. & Cancio, A.** (2000). Extreme climatic events in dendroclimatic reconstructions from Spain. *Climatic Change* 44: 123-138.
- Martínez-Alonso, C., Planelles, R., González, I., Cruz, A. C. de la, González, M. R., Minaya, M. T., Serrano, M., Pulido, S. & López Arias, M.** (2003). Relationship between litterfall production and climate parameters in a southern *Pinus sylvestris* forest. *Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western pyrenees*, IUFRO, Navarra.
- Meebtemeyer, V., Box, E.O. & Thopson, R.** (1982). Patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience* 32: 125-128.

- Molenaar, P. C., de Gooijer, J. G., & Schmitz, B.** (1992). Dynamic factor analysis of nonstationary multivariate time series. *Psychometrika* 57: 333-349.
- Montes, F., Sánchez, M., del Río, M. & Canellas, I.** (2005). Using historic management records to characterize the effects of management on the structural diversity of forests. *Forest Ecology and Management* 207: 279-293.
- Mutke, S., Gordo, J. & Gil, L.** (2005). Variability of Mediterranean Stone pine cone production: yield loss as response to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology* 132: 263-272.
- Nambiar, E. K. S & Fife, D. N.** (1991). Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree Physiology* 9: 185-207.
- North, M., Oakley, B., Fiegenger, R., Gray, A. & Barbour, M.** (2005). Influence of light and soil moisture mixed-conifer understory communities. *Plant Ecology* 177: 13-24.
- Smith, C. K., Gholz, H. L. & Oliviera, F. d. A.** (1998a). Litterfall and nitrogen-use efficiency of plantations and primary forest in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 109: 209-220.
- Sork, V. L., Bramble, J. & Sexton, O.** (1993) Ecology of Mast-fruiting in three species of North America deciduous Oaks. *Ecology* 74 (2): 528-541.
- Steel, R. G. & Torrie, J. H.** (1989). *Bioestadística: principios y procedimientos*. Segunda edición. McGraw-Hill, México. 622 pp.
- Pausas, J. G.** (1993b). Litter fall in two Pyrenean stands of *Pinus sylvestris* L. under different environmental conditions. *Fol. Bot. Misc.* 9: 127-136.
- Pausas, J. G.** (1997). Litter fall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forest of the eastern Pyrenees. *Journal of Vegetation Science* 8: 643-650.
- Pausas, J. G. Carceller, F. & Ramón Vallejo, V.** (1994). El desfronde en bosques de *Pinus sylvestris* L. en relación con las características climáticas. *Ecología* 8 167-176.
- Peñuelas, J., Filella, I. & Comas, P.** (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952-2000. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Peñuelas, J., Sabaté, S., Filella, I. & Gracia, C.** (2004). Efecto del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación, en Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Piatek, K. B. & Allen, H. L.** (2000). Site preparation effects on foliar N and P use, retranslocation, and transfer to litter in 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 129: 143-152.
- Pierce, G. J. & Boyle, P. R.** (2003). Empirical modelling of interannual trends in abundance of squid (*Loligo forbesi*) in Scottish waters. *Fish Res.* 59: 305-326.
- Puckett, L. J.** (1991). Spatial variability and collector requirements for sampling throughfall volume and chemistry under a mixed-hardwood canopy. *Canadian Journal of Forest Research* 21 (11): 1581-1588.
- Puigdefábregas, J. & Alvera, B.** (1977). Biomasa, producción y desfronde en el pinar con acebo de San Juan de la Peña (Huesca). *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental* 8: 23-40.
- Rawat, Y. S. & Singh, J. S.** (1989). Forest floor biomass, litter fall and nutrient return in Central Himalayanoak forests. *Vegetatio* 82: 113-125.

- Ryan, D. F. & Bormann, F. H.** (1981). Nutrient resorption in northern hardwood forests. *BioScience* 32: 29-32.
- Santa Regina, I., Gallardo, J. F. & San Miguel, C.** (1989). Ciclos biogeoquímicos en bosques de la Sierra de Béjar (Salamanca, España). 2. Retorno potencial de bioelementos por medio de la hojarasca. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 26: 155-170.
- Santa Regina, I. & Tarazona, T.** (2001). Nutrient pools to the soil through organic matter and throughfall under a Scots pine plantation in the Sierra de la Demanda, Spain. *European Journal of Soil Biology* 37: 125-133.
- Valladares, F., Aranda, I. & Sánchez-Gómez, D.** (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua, en Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Valladares F., Peñuelas J. & Calabuig, E. L.** (2004) Ecosistemas terrestres. In: Moreno, J. M. (ed.). *Evaluación de los impactos del cambio climático en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid (pp 65-112)
- Veneklaas, E. J.** (1991). Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rainforests, Columbia. *Journal of Tropical Ecology* 73 (3): 319-336.
- Vitousek, P. M.** (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119: 553-572.
- Wood, T. E., Lawrence, D. & Clark, D. A.** (2005). Variation in leaf litter nutrients of Costa Rica rain forest is related to precipitation. *Biogeochemistry* 73 (2): 417-437.
- Wright, S. J. & Cornejo, F. H.** (1990). Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71 (3): 1165-1175.
- Yamaguchi, D.** (1991). A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 414-416.
- Zamora, R. & Pugnaire, F.** (2000). *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC-AEET. Castillo y Edisart, S. L. 463 pp.
- Zuur, A. Z. & Pierce, G. J.** (2004). Common trends in northeast Atlantic squid time series. *Journal of Sea Research* 52: 57-72.
- Zuur, A. F., Fryer, R. J., Jolliffe, I. T., Dekker, R. & Beukema, J. J.** (2003). Estimating common trends in multivariate time series using dynamic factor analysis. *Environmetrics*, 14 (7): 665-685.
- Zuur, A. Z., Tuck, I. D. & Bailey, N.** (2003). Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. *Canadian Journal Fish. Aquat. Science*. 60: 524-552.

VI. ANEXOS

		1991		1992		1993		1994		1995		1996		1997		1998		1999		2000		2001		2002		2003	
		Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%	Media	%
P. superior	Acículas	2481	61	1885	45	2457	48	2852	58	2614	47	2796	53	1909	48	2071	43	2125	52	2952	32	2952	60	1875	45	2963	44
	Ramas	391	10	619	15	460	9	399	8	519	9	785	15	676	17	285	6	309	8	434	6	434	9	509	12	292	4
	Cortezas	502	12	582	14	612	12	592	12	742	13	770	15	526	13	383	8	600	15	458	7	458	9	646	15	595	9
	Piñas	62	2	211	5	691	14	532	11	771	14	48	1	60	1	653	14	110	3	4	44	4	0	198	5	1784	27
	Otros	633	16	933	22	883	17	557	11	947	17	874	17	821	21	1409	29	908	22	1046	11	1046	21	966	23	1048	16
	Total	4070	100	4230	100	5103	100	4937	100	5593	100	5274	100	3992	100	4801	100	4052	100	9629	100	4894	100	4194	100	6682	100
P. medio	Acículas	1511	63	1413	55	1695	59	2079	65	2236	48	2341	57	1425	51	1437	41	1791	43	2518	41	2265	60	1411	49	2598	56
	Ramas	202	8	170	7	244	8	302	9	255	6	462	11	266	9	310	9	430	10	590	10	499	13	346	12	513	11
	Cortezas	266	11	255	10	323	11	284	9	492	11	503	12	620	22	446	13	568	14	593	10	465	12	437	15	450	10
	Piñas	44	2	267	10	50	2	52	2	807	17	61	1	19	1	172	5	529	13	1810	29	0	0	100	3	424	9
	Otros	390	16	469	18	576	20	461	15	833	18	773	19	483	17	1138	32	803	19	668	11	518	14	581	20	614	13
	Total	2414	100	2574	100	2888	100	3178	100	4623	100	4140	100	2813	100	3503	100	4121	100	6179	100	3747	100	2875	100	4599	100
P. inferior	Acículas	1372	56	1424	50	1569	55	1563	48	2230	49	2237	55	929	35	1180	36	1543	39	2150	41	1421	45	1054	39	1546	35
	Ramas	224	9	388	14	153	5	326	10	187	4	346	8	336	13	246	8	363	9	586	11	433	14	273	10	287	7
	Cortezas	278	11	270	10	297	10	398	12	480	11	591	14	527	20	381	12	574	14	592	11	458	14	434	16	621	14
	Piñas	119	5	62	2	72	3	166	5	670	15	39	1	125	5	420	13	801	20	1362	26	193	6	174	6	1068	24
	Otros	448	18	685	24	751	26	771	24	960	21	872	21	737	28	1039	32	700	18	611	12	665	21	786	29	882	20
	Total	2441	100	2829	100	2843	100	3224	100	4527	100	4085	100	2654	100	3266	100	3981	100	5301	100	3170	100	2721	100	4404	100

Anexo 4.1: Producción anual de desfronde (kg/ha) y porcentaje de cada fracción respecto a la cantidad total entre los años 1991 y 2003.

Discusión General

DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados de esta tesis mostraron un porcentaje de radiación lumínica promedio en el sotobosque entre 36 y 43 %, lo que significa que el dosel del bosque permitió que el sotobosque estuviera bien iluminado. Sin embargo, esta radiación fue heterogénea, mostrando zonas de claros y zonas más oscuras, tanto en las parcelas como en los transectos. No obstante, no toda la heterogeneidad ambiental que cabe estimarse en un sistema tiene implicaciones funcionales, tal como se ha observado para el caso de la heterogeneidad lumínica en un estudio en bosque y matorral mediterráneo de montaña en Sierra Nevada (Gómez *et al.* 2004). En el pinar estudiado, la variabilidad espacial del patrón de distribución de la radiación lumínica se relacionó significativamente con la distribución de la vegetación del sotobosque, y tuvo importantes implicaciones en el funcionamiento y dinámica de este ecosistema forestal de montaña, aunque estas relaciones no fueron siempre lineales, y se observó un umbral neto en la respuesta en torno al 40 % por encima del cual los cambios de radiación fueron acompañados de cambios significativos en el sotobosque. Esta heterogeneidad de respuestas se observó también en la vegetación herbácea en relación con la humedad del suelo, aunque en este caso la señal fue mucho más débil debido nuevamente al efecto umbral. La humedad del suelo fue en general igual o superior al 20 %, lo cual hace pensar que el estrés hídrico en superficie fue moderado durante el periodo de estudio ya que sólo valores por debajo del 15% (o incluso del 10%) llegan a afectar de forma significativa a especies forestales de ambientes mediterráneos (Valladares *et al.* 2005).

El dosel de un bosque es el resultado del desarrollo de las plantas que alguna vez estuvieron en el sotobosque de forma que el dosel es consecuencia del sotobosque, pero a su vez, el ambiente lumínico del sotobosque es la consecuencia de la estructura del dosel por lo que existe una relación bidireccional en la estructura, composición y dinámica del dosel y del sotobosque (Mori y Takeda 2003). De hecho, la tolerancia a la sombra de las especies leñosas forestales esta relacionada con su transmisividad de la radiación, de forma que especies capaces de vivir en sombras más oscuras generan sotobosques mas umbrosos (Reich *et al.* 2003). La heterogeneidad del dosel del pinar estudiado condicionó de manera significativa la vegetación del sotobosque, tanto el estrato herbáceo como leñoso, en coincidencia con otros estudios previos (Castillo *et al.* 2003). El volumen y espesor de las copas de los árboles, así como el LAI y el nivel de empaquetamiento de las acículas fueron las características del dosel que más condicionaron el ambiente lumínico del sotobosque, influyendo en su dinámica espacial y temporal tal como ha sido documentado en otros bosques templados y tropicales (Chen y Chilar 1995, Kato y Komiyana, 2002, Mori y Takeda, 2003).

La búsqueda de respuestas homogéneas ante los factores ambientales en la naturaleza se hace compleja debido a la existencia de covariación entre las variables ambientales o entre la propia vegetación (Bertness y Callaway 1994, Pausas y Austin 2001), lo que provoca heterogeneidad de respuestas difíciles de interpretar (Valladares

et al. 2004). El aislamiento de los mecanismos subyacentes a los patrones observados en campo se hace muchas veces imposible, lo que lleva a interpretaciones especulativas o ausencia de respuestas. La interacción entre los propios factores ambientales, como por ejemplo las interacciones que se producen entre la luz y el agua (Sack y Grubb 2001, Sack 2004, Sánchez-Gómez *et al.* 2006), suponen una dificultad añadida a la hora de interpretar muchos resultados en sistemas donde ambos factores son importantes, como es el caso de los bosques mediterráneos. Además la interacción que se produce entre estas dos variables se considera un fenómeno complejo, en el que aún no existe consenso sobre cómo afecta a la respuesta funcional y evolutiva de las plantas (Sack y Grubb 2002, Valladares *et al.* 2004).

Las relaciones observadas entre las diferentes metodologías a la hora de abordar el estudio de la luz como factor ecológico supusieron un acercamiento real a la problemática aunque todavía hacen falta estudios muy exhaustivos (Valladares y Guzmán 2006). La utilización de estimaciones directas proporcionó una buena información de la realidad del ambiente lumínico, pero requirió mucho tiempo y esfuerzo tal como se ha discutido en diversos trabajos (Jurik *et al.* 1985). Por ello, las estimaciones directas del ambiente lumínico, que requieren de series temporales largas y detalladas, no son viables en estudios que requieran además una cierta densidad espacial de puntos de muestreo. Se ha visto que el acercamiento a través de estimaciones indirectas proporciona respuestas bien correlacionadas con las estimaciones directas, aunque siempre se deben tener en consideración las características del sistema estudiado. Por ejemplo, en el caso de este pinar la oscilación se debe considerar la estacional en la cantidad de acículas que se mantienen en el dosel, por lo que las estimaciones indirectas deben repetirse en varias ocasiones a lo largo del año (Gower *et al.* 1999).

Una herramienta útil para abarcar el estudio ecológico de las relaciones que se establecen entre la vegetación y las variables ambientales, son las técnicas de análisis espacial (Legendre y Fortin 1989, Maestre 2002 y 2006, Rodríguez *et al.* 2006). El acercamiento al estudio de las relaciones entre el ambiente y la vegetación del sotobosque a través de técnicas espaciales proporcionó de hecho mejores resultados que las relaciones simples, sobre todo en situaciones con "efecto umbral" (capítulos 2 y 3) revelando la importancia del componente espacial en los parámetros medidos tanto abióticos como los concernientes a la vegetación del sotobosque. La utilización de técnicas de análisis espacial y mallas de muestreo es una aproximación efectiva para analizar con detalle el patrón espacial de la vegetación con cobertura vegetal discontinua (Maestre 2002). La utilización de la geoestadística y del programa SADIE resultan de gran utilidad para caracterizar detalladamente el patrón espacial de las especies que componen una comunidad y sus interacciones, dependiendo de la escala del muestreo y de los objetivos del estudio (Gallardo 2006, Maestre 2006).

La utilización de SADIE permitió determinar el patrón espacial de las variables en el área de estudio, así como detectar los agregados locales de esas variables en el área y

proporcionó una medida de asociación local entre pares de variables (Quero 2006). Además la utilización del SADIE permitió representar las variables mediante mapas, ayudando a la interpretación de los resultados (Perry y Dixon 2002, Xu y Madden 2003).

Algunos de los patrones espaciales encontrados en las especies vegetales del sotobosque tuvieron implicaciones claras en el funcionamiento y dinámica de los sistemas forestales estudiados. Así, el patrón espacial de distribución de algunas especies, como por ejemplo el helecho águila (*Pteridium aquilinum*), se correlacionó con la distribución espacial del ambiente lumínico, especialmente con la luz directa por encima de los umbrales promedio observados en el pinar. La abundancia de esta especie en función de la disponibilidad de luz en el sotobosque concuerda con su carácter pionero en zonas de claros con buena iluminación (Pakeman *et al.* 2005). Sin embargo, el estudio del patrón espacial de algunas especies dominantes en el sotobosque mostró una clara divergencia de respuestas, sugiriendo diferenciaciones micropoblacionales o fenotípicas de las propias especies, y la presencia de interferencias mediadas por otros factores ambientales, como la temperatura, que enmascaran el efecto de la luz (Gray *et al.* 2002, Martínez-Alonso *et al.* 2003). En el sotobosque de cualquier bosque existen gradientes edáficos de fertilidad y disponibilidad hídrica que tienen lugar en escalas muy pequeñas y pueden alterar gradientes de grano mayor como los debidos a la disponibilidad de luz. Esto ha sido recientemente abordado en hayedos europeos donde se ha explorado en gran detalle el contenido de nitrógeno en suelo y su capacidad para generar contrastadas distribuciones de diversidad vegetal en escalas espaciales pequeñas (Bengtson *et al.* 2006).

En el sotobosque del pinar estudiado existió una interacción directa negativa entre la altitud y la diversidad de las especies herbáceas que se desarrollaron bajo el dosel del pinar. Si bien el número de puntos de muestreo no fue suficientemente amplio como para establecer conclusiones firmes al respecto, los resultados obtenidos sugieren que la importancia relativa de estos efectos negativos sobre la diversidad es dependiente de condiciones ambientales influidas de forma directa por la altitud como es fundamentalmente la temperatura. Esto concuerda con estudios previos (Halpern y Spies 1995, North *et al.* 2005, Vázquez y Givnish 1998) y sugiere que las zonas de pinar situadas entre 1.300 y 1.400 m tendrían los niveles mas altos de diversidad y serían por tanto zonas de especial interés de conservación al igual que se ha observado en otros ambientes no mediterráneos (Grytnes y Vetaas 2002, Virolainen *et al.* 2001). No obstante, existen pocos antecedentes sobre la interacción entre la altitud y la disponibilidad de luz, particularmente en zonas mediterráneas, por lo que es todavía muy débil la base ecológica sobre la que fundamentar medidas de gestión y conservación de la diversidad biológica forestal (Montes *et al.* 2005, Thuiller *et al.* 2006).

También se observó una correlación negativa entre la riqueza y la cobertura de herbáceas con la disponibilidad de luz en el sotobosque. En principio este resultado puede parecer contraintuitivo, sobre todo si lo comparamos con estudios en bosques tropicales y templados húmedos (Schnitzer y Carson 2001), pero debemos tener en cuenta en primer lugar que la radiación promedio no es tan limitante en el bosque

estudiado como lo es habitualmente en otros bosques y en segundo lugar que la radiación intensa puede tener efectos adversos (ver discusión en Valladares y Guzmán 2006). Una explicación concreta a esta disociación sería el efecto de la radiación lumínica sobre la evaporación del agua del suelo, ya que esto haría que los ambientes más luminosos tuvieran menos agua disponible para las plantas, y esto no favorecería el desarrollo de las especies con requerimientos mayores de agua resultando en una disminución del pool de especies presentes en zonas muy expuestas a la radiación solar (Pausas y Austin 2001, Saldaña y Lusk 2003). Una vez más, la gestión forestal enfocada a un mantenimiento de los procesos ecológicos y a una maximización de la diversidad biológica requiere de estrategias diferentes en ambientes mediterráneos tal como señalan Fabio y colaboradores (2003).

En el segundo capítulo de la tesis se discute sobre la asociación entre la distribución espacial de los individuos juveniles de pino silvestre y el resto de la vegetación leñosa, y se sugiere que podría estar influida por una interacción positiva promovida por procesos de facilitación (Callaway 1995, Pugnaire *et al.* 1996a). Este fenómeno resulta de gran interés debido a la importancia de esta especie en los planes nacionales de reforestación, sobre todo en regiones de montaña de la Península Ibérica donde su regeneración natural no siempre es óptima (Castro *et al.* 2004). Estas relaciones muestran la importancia de la vegetación leñosa en el desarrollo de los juveniles de pino silvestre y las relaciones de facilitación implicarían tanto una mejora de las condiciones abióticas (disponibilidad de agua y nutrientes, atenuación de estreses térmicos, etc.) como una protección frente a la herbivoría por macroinvertebrados (Castro *et al.* 2004). El hecho de que en el pinar de silvestre estudiado se observara una mayor presencia de los juveniles de pino silvestre en aquellas cuadrículas con presencia de vegetación leñosa puede interpretarse como una consecuencia de este efecto positivo en las condiciones microclimáticas (Castro *et al.* 2004), una protección frente al pisoteo de animales (Gómez *et al.* 2001), y un aporte mayor de hojarasca lo que hace que se mejoren las características del suelo, aumentando su fertilidad, (Callaway 1995, Gómez-Aparicio *et al.* 2004, Zamora *et al.* 2004). Por tanto resulta de gran importancia durante la realización de actividades de gestión en el monte la conservación de una vegetación leñosa en el sotobosque que permita la regeneración natural del propio pinar (Maestre 2002).

Los resultados presentados en el último capítulo resaltan la dificultad de entender la dinámica del dosel y la complejidad de interpretar los cambios que en él se producen. Para el análisis son imprescindibles tanto series temporales largas y fiables como herramientas de análisis de series temporales similares a las que se han ensayado en este estudio (Zuur y Pierce 2004). Este último capítulo ha puesto de manifiesto la trascendencia de la variabilidad espacio-temporal de las variables abióticas y sus interacciones con las comunidades vegetales del sotobosque. La importancia de la sincronización de los procesos que ocurren en la naturaleza, así como la consecuencia que tienen las alteraciones en su acoplamiento son cuestiones clave para las que aun se

cuenta con estudios fragmentarios (Chatfield 2003). Los cambios en dicha sincronización repercuten en la funcionalidad de los sistemas, ya que una característica esencial de los ecosistemas naturales es que los procesos deben estar acoplados (Valladares 2005, Peñuelas y Filella 2001). Las variaciones asociadas al cambio climático provocan alteraciones en dichos procesos y en su sincronización dando lugar a situaciones difíciles de comprender y sobre todo de predecir (Valladares, *et al.* 2004). Es un hecho constatado en numerosos sistemas forestales que la variabilidad climática está afectando a la dinámica del dosel (Richardson *et al.* 2006) y por ello a todos los procesos que se producen dentro del bosque, ya que como se vio a lo largo de esta tesis doctoral el dosel condiciona en buena medida una importante fracción de los procesos que se producen en el sotobosque y en todo el ecosistema forestal.

El presente trabajo demuestra cambios en la sincronización de procesos importantes en el pinar de pino silvestre asociados con la variabilidad climática interanual y con el cambio climático. Un ejemplo de alteraciones que pueden tener un efecto en cascada sobre procesos clave del ecosistema son los resultados observados en los anillos de crecimiento de los pinos. Al igual que lo descrito por otros autores en la Sierra de Gredos y de Guadarrama, en el Sistema Central (Génova *et al.* 1997), las bajas precipitaciones de ciertos años, junto con las bajas temperaturas del mes de abril, parecen explicar los mínimos crecimientos detectados en ciertos años, encontrándose una relación negativa entre la precipitación y el crecimiento anual (Génova 2000). Tras un periodo de sequía, como fueron los años 1994 y 1995, se observó un cambio repentino en el crecimiento de los anillos de los árboles (Camarero *et al.* 2002), y también en la caída de acículas, siendo el año 1996 uno de los que menos crecieron los anillos y en el que se observó un incremento en la caída del desfronde. Los años 1996 y 1998 fueron identificados como momentos de cambio, aunque tenues en la tendencia de los anillos de crecimiento de los árboles.

Cambios en los regímenes de precipitación y temperatura también provocaron alteraciones en la estacionalidad mensual y anual de la dinámica del desfronde, sobre todo en las acículas, e incluso en los procesos de vecería (Mutke *et al.* 2005). El adelanto en la caída de las acículas durante la época estival, respecto a otros pinares de silvestre en latitudes menos septentrionales, se relacionó con altas temperaturas lo que provocó un mayor estrés hídrico durante el verano, ya que el árbol no puede mantener toda la biomasa foliar y provoca la caída de las acículas más viejas (Kouki y Hokkanen 1992, Pausas 1997). Estas oscilaciones en la productividad y fecundidad del pinar acarrear alteraciones desacopladas en los ciclos biogeoquímicos y en diversos procesos naturales mediados por organismos tales como predadores de semillas, plagas, dispersores y descomponedores de materia orgánica.

La sostenibilidad de estos pinares, como la de cualquier otro sistema, depende de la influencia climática sobre el crecimiento de especies clave y la funcionalidad ecológica del ecosistema (Peñuelas *et al.* 2002, Valladares *et al.* 2004). Las respuestas fenotípicas de las especies clave del ecosistema permiten un margen de ajuste al cambio climático,

pero los cambios morfológicos y fisiológicos que conlleva la aclimatación son costosos y comprometen la supervivencia, especialmente en condiciones muy variables y en general adversas como las que se registran en hábitats mediterráneos (Sultan 2003, Valladares 2005). El estado de madurez de un bosque puede ser la clave en las respuestas fisiológicas y funcionales de los ecosistemas ante el cambio climático, ya que a nivel individual el vigor y vitalidad para asumir los cambios es función de la edad y a nivel de conjunto un ecosistema más rico en especies e interacciones es más capaz de hacer frente a condiciones cambiantes y adversas (Sánchez-Gómez *et al.* 2006). Por tanto, dos circunstancias hacen vulnerable al pinar de estudio, el clima mediterráneo y la edad del bosque y de los pinos individuales. Aunque el gran desarrollo de los ejemplares adultos les hace menos sensibles a oscilaciones temporales en la disponibilidad de agua. Pero nuestro conocimiento al respecto es limitado.

Ante los cambios globales que se producirán en las próximas décadas, debido principalmente a que las condiciones climáticas tienden a hacerse más extremas (Peñuelas *et al.* 2004, Valladares *et al.* 2004), los ecosistemas forestales de montaña van a sufrir importantes variaciones. Algunas de ellas ya se están detectando, en forma de migraciones altitudinales de formaciones boscosas o empobrecimiento genético de poblaciones fragmentadas y afectadas por el calentamiento y la disminución de precipitaciones (Jump y Peñuelas 2005, Jump *et al.* 2006, Peñuelas y Boada 2003). El pinar de silvestre estudiado, encuadrado en un área de clima mediterráneo y situado ya al límite meridional de su distribución, es particularmente vulnerable al cambio climático tal como discuten Castro *et al.* (2004). No obstante, el extremo meridional de especies leñosas incluye poblaciones de una gran riqueza genética, muy capaces de tolerar estreses abióticos como la sequía, y resultan por ello estratégicas no sólo para comprender procesos microevolutivos sino como reservorio genético para reforzar los bosques del futuro (Hampe y Petit 2005, Jump y Peñuelas 2006).

De cara a incorporar modelos predictivos en sistemas de montaña hay que considerar por tanto el gradiente y la variabilidad espacio-temporal de forma explícita. Hoy por hoy resulta difícil estimar los efectos de cambios en el ambiente lumínico sobre la diversidad y funcionamiento de los ecosistemas en un escenario de cambio climático donde habrá más calor y menos agua pero dado que la gestión del bosque es la gestión de la luz, es fundamental considerar la radiación que atraviesa el dosel y su interacción con los diversos motores de cambio global (Valladares 2004, Zamora y Pugnaire 2000). Esta tesis pretende contribuir en este sentido y así se ha hecho un esfuerzo en interpretar estos aspectos mediante el análisis no sólo de la heterogeneidad espacial sino de la heterogeneidad temporal. El análisis de series temporales largas en ambiente mediterráneo es crucial ya que sabiendo como se comportaron los ecosistemas en el pasado podremos predecir sus cambios en el futuro.

Limitaciones del estudio y perspectivas futuras

Los estudios en condiciones naturales tienen ventajas a la hora de hacer predicciones y generalizaciones, pero como contrapartida presentan ciertas limitaciones en cuanto a la interacción natural de las variables que no se estudian de forma explícita en el experimento (Gómez-Sánchez 2006). El efecto de la variabilidad en factores no identificados genera mayor dificultad a la hora de interpretar los resultados obtenidos (Cornelissen *et al.* 2003). Por ejemplo, la variabilidad temporal de las condiciones ambientales puede provocar cambios en el signo de las interacciones con las comunidades vegetales, dificultando el control de su efecto en las observaciones realizadas, tal como ha observado Tielborger y Kadmon (2000b) en experimentos en sistemas áridos.

Otro aspecto que incrementa la complejidad del análisis de los resultados es la sensibilidad diferencial de las comunidades vegetales a los factores ambientales, en función de la edad de las plantas que las integran (Parrish y Bazzaz 1985), o en función de los grupos funcionales presentes (Cavender-Bares y Bazzaz 2000, Sack y Grubb 2001). Es por tanto necesario estudiar la vegetación en distintos momentos ontogenéticos para poder explicar cambios en la estructura de las comunidades vegetales mediterráneas y su sensibilidad frente a factores ambientales (Sánchez-Gómez 2006).

La escala a la que se producen las asociaciones positivas entre los patrones de distribución de las especies estudiadas con el ambiente lumínico podría ser más grande que la empleada en este estudio. El fenómeno de escala es intrínseco a los estudios espacialmente explícitos y numerosos procesos operan a escalas muy diferentes aunque se originan y perciben a una misma escala como es el caso de la dinámica de claros en el dosel (Grau 2002). Además, en el pinar se ha visto que no sólo el ambiente lumínico está interactuando con el patrón espacial de la vegetación, sino que otros factores, como por ejemplo la altitud, condicionan significativamente su distribución (Martínez-Alonso *et al.* 2003)

Los resultados presentados en este trabajo contribuyen al desarrollo de técnicas para evaluar la heterogeneidad espacial del sotobosque de un pinar y sus implicaciones funcionales. Los resultados obtenidos suponen un intento de analizar estas cuestiones en zonas de montaña, proporcionando información de interés para comprender el funcionamiento y dinámica de los pinares e incorporar este conocimiento a la gestión de los bosques.

En el futuro se debería poner un énfasis especial en el estudio de la dinámica espacio-temporal de la vegetación del sotobosque y de las variables ambientales, incluso a una escala mayor de la utilizada en la presente investigación pero con una resolución espacial y temporal suficiente para interpretar la dinámica de los procesos clave que en ellos se producen, como por ejemplo las relaciones de facilitación. Para la incorporación de este aspecto en las actividades de gestión es importante tener un profundo

conocimiento de la ecología del bosque y de los factores que afectan a las relaciones entre las especies.

En conjunto, los resultados presentados en esta memoria han puesto de manifiesto que la heterogeneidad de los factores abióticos y bióticos, y las relaciones de interacción y facilitación, juegan un papel fundamental en el desarrollo de las comunidades vegetales del sotobosque en pinares de montaña mediterráneos, como el pinar de Valsaín. La incorporación de los resultados de estudios temporales a largo plazo son clave ya que son los únicos que permitirán ampliar de forma significativa el conocimiento de la capacidad de adaptación de los ecosistemas de montaña frente al cambio global. Sin embargo, para que estos resultados se incorporen en la gestión de los montes, deberá establecerse una vía de comunicación fluida entre los ecólogos y los gestores, tal y como abogan muchos autores (Blanco *et al.* 2005, Castillo *et al.* 2003, Maestre 2002, Terradas 2001), para que la información pueda ser utilizada de forma eficaz y rápida y sirva para desarrollar herramientas que mejoren las actividades de gestión, conservación y manejo de los ecosistemas forestales ibéricos.

Bibliografía

- Bengtson, P. E. R., Falkengren-Grerup, U. & Bengtsson, G.** (2006). Spatial distributions of plants and gross N transformation rates in a forest soil. *Journal of Ecology* 94:754-764.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. M.** (1994). Positive interactions in communities. *Trends y Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Blanco, J. A., Zavala, M. A., Imbert, J. B. & Castillo, F. J.** (2005). Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management* 213: 209-228.
- Callaway, R. M.** (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Camarero, J. J., Padró, A. & Martín, E.** (2002). Aproximación dendroecológica al decaimiento del Abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo Aragonés. *Montes* 70:26-33.
- Castillo, F. J., Imbert, J. B., Blanco, J. A., Traver, C. & Puertas, F.** (2003). Gestión forestal sostenible de masas de pino silvestre en el Pirineo Navarro. *Ecosistemas* 2003/3. (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion3.htm>).
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A. & Gomez, J. M.** (2004). Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92:266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M. & Gómez-Aparicio, L.** (2004). Benefits of using shrubs as nurse plants of restoration in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 3 (2): 352-358.
- Cavender-Bares, J. & Bazzaz, F. A.** (2000). Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124: 8-18.

- Chatfield, C.** (2003). *The Analysis of Time Series: An Introduction*. Ed. Chapman and Hall. London.
- Chen, J. M. & Cihlar, J.** (1995) Plant canopy gap-size analysis theory for improving optical measurements of leaf area index. *Applied Optics*, 34 (27), 6211-6222.
- Cornelissen, J. H. C., Cerabolini, B., Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Martí, G., Puyravaud, J. P., Maestro, M., Werger, M. J. A., & Aerts, R.** (2003). Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings?. *Journal of Vegetation Science* 14: 311-322.
- Fabbio, G., Merlo, M. & Tosi, V.** (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—the Mediterranean region. *Journal of Environmental Management* 67:67-76.
- Gallardo, A.** (2006). Geoestadística. *Ecosistemas* 2006/3. (URL:http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=431&Id_Categoria=1&ti po=portada).
- Génova, M.** (2000). Anillos de crecimiento y años característicos en el Sistema Central (España) durante los últimos cuatrocientos años. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 96: 33-42.
- Génova M., Fernández, A. & Creus, J.** (1997). Análisis dendroclimático de crecimiento de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* en la Sierra de Guadarrama. *Congreso Forestal Iratí 97.II*: 75-80.
- Gómez, J. M., Hódar, J. A., Zamora, R., Castro, J. & García, D.** (2001). Ungulate damage on Scot pines in mean environments: effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany* 79: 1-8.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J. & Barza, E.** (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14 (4): 1128-1138.
- Gómez, J. M., Valladares, F. & Puerta-Piñero, C.** (2004) Differences between structural and functional heterogeneity caused by seed dispersal. *Functional Ecology*, 18, 787–792.
- Gower, S. T., Kucharik, C. J. & Norman, J. M.** (1999). Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sens. Environ* 70: 29-51
- Grau, H. R.** (2002). Scale-dependent relationships between treefalls and species richness in a neotropical montane forest. *Ecology* 83:2591-2601
- Gray, A. N., Spies, T. A. & Ester, M. J.** (2002). Microclimate and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forests Response* 25: 376-385.
- Grytnes, J. A. & Vetaas, O. R.** (2002). Species richness and altitude. A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal.
- Halpern, C. B. & Spies, T. A.** (1995). Plant species diversity in natural and management forests of the Pacific Northwest. *Ecology Applied* 5:913-934.
- Hampe, A. & Petit, R. J.** (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461–467.

- Jump, A. S., Hunt, J. M., Martínez-Izquierdo, J. A. & Peñuelas, J.** (2006). Natural selection and climate change: temperatura-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular ecology* 15: 3469-3480.
- Jump, A. S. & Peñuelas, J.** (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8: 1010-1020.
- Jump, A. S. & Peñuelas, J.** (2006). Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. *PNAS* 103 (21):8096-8100.
- Jurik, T. W., Briggs, G. M. & Gates, D. M.** (1985). A comparison of four methods determining leaf area index in successional hardwood forest. *Canadian Journal of Forestry Research* 15: 1154-1158.
- Kato, S. & Komiyana, A.** (2002). Spatial and seasonal heterogeneity in understory light conditions caused by differential leaf flushing of deciduous overstorey trees. *Ecological Research* 17: 687-693.
- Kouki, J. & Hokkanen, T.** (1992). Long-term leedle litterfall of Scots pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperatura factors. *Oecologia* 89: 176-181.
- Legendre, P. & Fortín, M. J.** (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Maestre, F. T.** (2002). La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Tesis doctoral. Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, Alicante: 365.
- Maestre, F.** (2006). Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos en Ecología. *Ecosistemas* 2006/3. (URL:http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=440&Id_Categoria=9&ti po=portada).
- Martínez-Alonso, C., Planelles, R., González, I., Cruz, A. C. de la, González, M. R., Minaya, M. T., Serrano, M., Pulido, S. & López Arias, M.** (2003). Relationship between litterfall production and climate parameters in a southern *Pinus sylvestris* forest. *Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western pyrenees, IUFRO, Navarra*.
- Montes, F., Sánchez, M., Del Río, M. & Cañellas, I.** (2005). Using historic management records to characterize the effects of management on the structural diversity of forests. *Forest Ecology and Management* 207: 279-293.
- Mori, A. & Takeda, H.** (2003). Light-related competitive effects of overstorey trees on the understory conifer sapling in a subalpine forest. *J. For. Res.* 8: 163-168.
- Mutke, S., Gordo, J. & Gil, L.** (2005). Variability of Mediterranean Stone pine cone production: yield loss as response to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology* 132: 263-272.
- North, M., Oakley, B., Fiegenger, R., Gray, A. & Barbour, M.** (2005). Influence of light and soil moisture mixed-conifer understory communities. *Plant Ecology* 177: 13-24.
- Quero, J. L.** (2006). SADIE como herramienta de cuantificación de la heterogeneidad espacial: casos prácticos en el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada, España). *Ecosistemas* 2006/3. http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=448&Id_Categoria=1&tipo=portada.

- Pakeman, R. J., Small, J. L., Le Duc, M. G. & Marrs, R. H.** (2005). Recovery of Moorland vegetation after aerial spraying of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) with asulam. *Restoration Ecology* 13 (4): 718-724.
- Parrish, J. A. D. & Bazzaz, F. A.** (1985). Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. *Ecology* 66: 1296-1302.
- Pausas, J. G.** (1997). Litter fall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forest of the eastern Pyrenees. *Journal of Vegetation Science* 8: 643-650.
- Pausas, J. G. & Austin, M. P.** (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.
- Peñuelas, J. & Filella, I.** (2001). Phenology: responses to a warming world. *Science* 294:793-795.
- Peñuelas, J. & Boada, M.** (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.
- Peñuelas, J., Filella, I. & Comas, P.** (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952-2000. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Peñuelas, J., Sabaté, S., Fililla, I. & Gracia, C.** (2004). Efecto del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación, en Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Perry, J. N. & Dixon, P.** (2002). A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9: 133-141.
- Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J.** (1996a). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B.** (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science*, 164 (3 Suppl.), S143-S164.
- Richardson, A. D., Bailey, A. S., Denny, E. G., Martin, C. W. & O'Keefe, J.** (2006). Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Global Change Biology* 12:1174-1188
- Rodríguez, J. A., López Arias, M., Grau, J. M. & Martínez-Alonso, C.** (2006). Spatial copper distribution in topsoils of the north-eastern region of the Iberian Peninsula. Geostatistical analysis to characterize the variability. *Geoderma* (en prensa)
- Sack, I.** (2004). Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation?. *Oikos* 107: 107-127.
- Sack, I. & Grubb, P. J.** (2001). Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance?. *Functional Ecology* 15: 145-154.
- Sack, I. & Grubb, P. J.** (2002). The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecología* 131: 175-185.
- Saldaña, A. & Lusk, C. H.** (2003). Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 639-650.

- Sánchez-Gómez, D.** (2006). Respuestas de las plantas leñosas mediterráneas a la disponibilidad de luz y agua en condiciones experimentales. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 178 pp.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., & Zavala, M. A.** (2006) Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, 170: 795-806.
- Schnitzer, S. A. & Carson, W. P.** (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82:913-919.
- Sultan, S. E.** (2003). **Phenotypic plasticity in plants: a case in ecological development: Evolution and Development 5: 25-33.**
- Terradas, J.** (2001). **Ecología de la vegetación. Editorial Omega, Barcelona.**
- Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M. T. & Araujo, M. B.** (2006). Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions* 12: 49-60.
- Tielborger, K. & Kadmon, R.** (2000b). Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plant. *Ecology* 81: 1544-1553.
- Valladares, F.** (2005). Cambio global y ambiente lumínico en ecosistemas forestales mediterráneos: consideraciones ecológicas e implicaciones para la gestión. Actas de la I reunión sobre ecología, ecofisiología y suelos forestales. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales 20: 37-46.
- Valladares, F., Aranda, I. & Sánchez-Gómez, D.** (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas: 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D. & Pearcy, R. W.** (2005). Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* 56 (411): 483-494.
- Valladares, F. & Guzmán, B.** (2006). Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in abandoned Holm oak woodlands. *Annals of Forest Science* (en prensa).
- Valladares, F. & Pearcy, R. W.** (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a California shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25: 749-759.
- Valladares, F., Peñuelas, J. & Calabuig, E. L.** (2004). Ecosistemas terrestres. Pages 65-112 En J. M. Moreno, editor. Evaluación de los impactos del cambio climático en España. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Vázquez, J. A. G. & Givnish, T. J.** (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology* 86 (6): 999-1020.
- Virolainen, K. M., Nattinen, K., Suhonen, J. & Kuitunen, M.** (2001). Selecting herb-rich forest networks to protect different measures of biodiversity. *Ecological Applications* 11:411-420.
- Xu, X. M. & Madden, L. V.** (2003). Considerations for the use of SADIE statistics to quantify spatial patterns. *Ecography* 26: 821-830.

- Zamora, R. & Pugnaire, F.** (2000). Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. CSIC-AEET. Castillo y Edisart, S. L. 463 pp.
- Zamora, R., García-Fayos, P. & Gómez-Aparicio, L.** (2004). Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas. 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Zavala, M. A.** (2004). Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque mediterráneo: entre necesidad y la contingencia, en Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas. 249-277. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Zuur, A. Z. & Pierce, G. J.** (2004). Common trends in northeast Atlantic squid time series. *Journal of Sea Research* 52: 57-72.

Conclusiones Generales

CONCLUSIONES GENERALES

1. El porcentaje de radiación lumínica disponible que llegó al sotobosque del pinar varió en promedio entre el 36 y 43 % de la radiación disponible, con valores máximos del 60 % y mínimos del 30 %. Esto revela un sotobosque bien iluminado y con moderadas limitaciones lumínicas para el desarrollo vegetal.
2. La estructura y características del dosel del pinar influyeron significativamente en la radiación disponible del sotobosque, observándose una alta correlación entre las medidas directas e indirectas de la radiación lumínica. Para estimar la radiación lumínica en el sotobosque de coníferas se sugiere por tanto la utilización de estimas indirectas dado su mayor sencillez logística y economía en tiempo de trabajo.
3. Los valores de LAI presentaron una alta variación en función del método empleado de estimación directa o indirecta. Esto afectó a los cálculos del coeficiente de extinción lumínica (K), así cuando las estimaciones se realizaron con LAI_{desfonde}, K medio fue menor que cuando se realizaron con LAI_{efectivo}. Las estimaciones directas, al utilizar datos del desfonde, se vieron muy afectadas por el clima, el cual influyó significativamente en la caída y en el nivel de empaquetamiento de las acículas.
4. Los resultados mostraron una influencia no lineal de la radiación lumínica sobre la vegetación leñosa del sotobosque, con un umbral neto en torno al 40 %, por encima del cual la cobertura y riqueza de las comunidades vegetales tendieron a aumentar con la radiación lumínica. Las diferencias interespecíficas observadas en la estructura y riqueza de las comunidades leñosas del sotobosque reveló los efectos de la covariación de factores como la luz, la humedad del suelo y la intervención humana. Esto hace que sea poco realista la modelización de procesos de regeneración y dinámica de bosques en función sólo de la luz a diferencia de otros bosques templados y tropicales donde este factor explica en buena medida los principales patrones y procesos ecológicos.
5. La disponibilidad de luz, en combinación con la altitud, ejerció, sin embargo, una marcada influencia en el patrón de distribución espacial de la vegetación herbácea. Los patrones espaciales de la vegetación herbácea se relacionaron tanto con la luz directa como difusa, llegando a influir de forma significativa en la presencia o ausencia de especies siempre que fuera igual o superior al umbral del 40 %. La temperatura asociada a la altitud determinó la presencia o ausencia de diversas especies.
6. Las técnicas empleadas de análisis espacial permitieron caracterizar de manera satisfactoria el patrón espacial de la vegetación del sotobosque. Estas técnicas ofrecieron mejores resultados a la hora de estudiar las relaciones entre las variables abióticas y las comunidades vegetales que la aproximación mediante correlaciones simples, lo cual reveló un fuerte componente espacial en las relaciones entre la vegetación y los factores ambientales estudiados.

7. La humedad del suelo fue superior al 20 % en todos los momentos y puntos de medición, no influyendo de forma significativa en la estructura espacial y la composición de la vegetación por sí sola.
8. La presencia de juveniles de pino silvestre en el sotobosque estuvo influenciada por el ambiente lumínico y por la presencia de otras especies leñosas. Los procesos de facilitación entre los juveniles de pino silvestre y otras especies leñosas podrían explicar las asociaciones espaciales observadas que podrían por tanto ser fruto de interacciones positivas entre ambos grupos de plantas.
9. Los patrones temporales de caída del desfronde se relacionaron significativamente con las variables climáticas de temperatura y precipitación, influyendo linealmente en su estacionalidad anual y mensual. La variabilidad interanual se vio más afectada por la precipitación, ya que los años secos influyeron en una mayor producción de desfronde. Sin embargo, la variabilidad mensual de la dinámica de caída se relacionó principalmente con la temperatura, ya que la mayor caída de acículas coincidió con el periodo estival, siendo este el eje diferenciador con otros pinares de pino silvestre localizados en latitudes más septentrionales.
10. La estacionalidad de la concentración de N y P en el desfronde, con mínimos en la época estival y máximos en invierno, se relacionó negativamente con la caída de acículas, indicando procesos de retranslocación producidos antes de la caída estival de las acículas y revelando una caída no programada de acículas durante el invierno, muchas de las cuales podrían caer en estado verde suponiendo una importante pérdida de nutrientes esenciales para el árbol.
11. La descomposición de biomasa del desfronde fue menor cuanto mayor fue su carácter leñoso, siendo las acículas la fracción de desfronde que más rápido se descompuso. La tasa promedio de descomposición del desfronde total fue $0,261 \text{ años}^{-1}$, siendo similar a la observada en otros pinares de silvestre de la Península Ibérica y Europa.
12. Se observaron cambios en diversos procesos ecológicos y su sincronización atribuibles a cambios en el clima y su variabilidad. Así, la variabilidad climática alteró la periodicidad de producción del desfronde, observándose un efecto negativo tras dos años secos consecutivos. La variabilidad climática también alteró la periodicidad temporal de producción de piña observándose un adelanto en los procesos de vecería, como consecuencia de variaciones climáticas durante la inducción de las yemas.
13. El crecimiento anual de los pinos se vio influenciado por la variabilidad anual de las precipitaciones. Los resultados mostraron que tras un periodo seco de dos años, como fue el comprendido entre 1994 y 1995, los árboles mostraron una disminución significativa de su crecimiento radial anual.