

ESTRUCTURA ESPACIAL DE UN ECOTONO BOSQUE SUBALPINO-PASTOS ALPINOS EN EL TESSÓ DEL SON (Pirineos Centrales) FORMADO POR BANDAS ALTITUDINALES DE ÁRBOLES

JESÚS JULIO CAMARERO* Y EMILIA GUTIÉRREZ*

RESUMEN

El límite altitudinal del bosque y los pastos alpinos forman los límites inferior y superior del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos, respectivamente. El objetivo es la descripción espacial de este ecotono, en un sitio poco afectado por perturbaciones humanas locales (Tessó, 42° 36' N, 01° 03' E), para inferir los procesos que generaron su estructura espacial. Este ecotono está compuesto por *Pinus uncinata* y su límite altitudinal se sitúa a ~2350 m snm. Se midieron la localización (coordenadas x e y) y varias características (diámetros en la base -Db- y a 1,3 m -Dbh-, altura, edad estimada, etc.) para cada árbol dentro de una parcela rectangular (30 m x 140 m) paralela a la máxima pendiente y cruzando el ecotono. La estructura espacial se describió mediante cuatro grupos de técnicas: (i) análisis del patrón de puntos, (ii) análisis del patrón de superficies, (iii) detección y descripción de fronteras (*lattice-wombling*), y (iv) ordenación de 115 cuadrados de 6 m x 6 m en que se subdividió la parcela de acuerdo a su posición en el ecotono y al tipo de individuos de *P. uncinata* (adultos, jóvenes, vástagos, plántulas y muertos) y de plantas (arbuscos y herbáceas) que contenían. El límite del bosque se sitúa bajo el límite forestal potencial marcado por la isoterma de 10 °C para la temperatura media del mes más cálido. A lo largo de la pendiente, las plántulas de *P. uncinata* aparecen agregadas por encima del límite del árbol, donde predomina *Dryas octopetala*, mientras que los individuos grandes (adultos) aparecen cerca o dentro del bosque, con un sotobosque dominado por densas matas de *Rhododendron ferrugineum* acompañadas por *Vaccinium myrtillus* sobre un sustrato de materia orgánica. La ordenación confirma estos resultados colocando a los individuos muertos en una posición intermedia. La variación a lo largo del ecotono de diversas variables estructurales para los individuos vivos de *P. uncinata* (p. ej. la altura) es gradual, formando un gradiente verdadero. Se describieron tres tipos de estructuras espaciales: tendencia a gran escala espacial a lo largo del ecotono (variables altura o Db), manchas (variable edad estimada) y una combinación de ambos tipos (variable número de cohortes de acículas vivas). Aparecen bandas alargadas de árboles que generan grupos pequeños de elementos de frontera, siendo ambas estructuras paralelas a la máxima pendiente. También existe variación espacial de riqueza y diversidad de plantas (arbuscos y herbáceas) en esta misma dirección. Estas bandas han sido producidas por las avalanchas de nieve. El clima (nieve y temperatura) podría explicar la estructura espacial actual de este ecotono.

Palabras clave: ecotono, límites del bosque y del árbol, patrón espacial, ordenación.

* Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona. Catalunya, España. Trabajo presentado en las IV Jornadas de Investigación del Parque Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, 22-24 de octubre, 1997, Espot, Lleida.

Recibido: 22/03/99.

Aceptado: 14/07/99.

SUMMARY

Altitudinal timberline and alpine pastures form the lower and upper limits of alpine forest-pasture ecotones, respectively. Our objective is the spatial description of this ecotone in a site little affected by local human disturbances (Tessó, 42° 36' N, 01° 03' E) to infer the processes that generated its spatial structure. This alpine forest-pasture ecotone is composed by *Pinus uncinata* and its timberline is located at ~2350 m asl. We measured the location (*x* and *y* coordinates) and several characteristics (diameters at the base –Db– and at 1.3 m –Dbh–, height, estimated age, etc.) of every tree inside a rectangular (30 m x 140 m) plot parallel to the maximum slope and crossing the ecotone. Spatial structure was described using four groups of techniques: (i) point pattern analysis, (ii) surface pattern analysis, (iii) detection and description of boundaries (*lattice-wombling*), and (iv) ordination of 115 (6 m x 6 m) quadrats forming the plot according to their position through the ecotone and the type of *P. uncinata* individuals (adults, poles, saplings, seedlings and dead individuals) and plants that they contained. The forest limit was located below the potential limit defined by the 10 °C isotherm for the mean temperature of the warmest month. *P. uncinata* seedlings were aggregated along the slope and appeared above the treeline, where *Dryas octopetala* dominated. Big trees (adults) appear near or inside the forest, where the understorey was dominated by dense mats of *Rhododendron ferrugineum* with *Vaccinium myrtillus* and organic matter substrate. The ordination confirms these results and arranges dead individuals in an intermediate position. The variation through the ecotone of several structural variables for living *P. uncinata* individuals (e. g. height) is gradual and forms a true gradient. We describe three types of spatial structures: large-scale spatial trend across the ecotone (variables height or Db), patches (variable estimated age) and a combination of both types (variable number of cohorts of living needles). We describe the existence of long forest corridors that generate small groups of boundary elements, being both structures parallel to the maximum slope. There is also spatial variation of plant (shrubs and herbs) richness and diversity in the same direction. These bands have been produced by snow avalanches. Climate (snow and temperature) could explain the present spatial structure of this ecotone.

Key words: ecotone, timberline and treeline, spatial pattern, ordination.

INTRODUCCIÓN

Desde 1980 hasta la actualidad se ha detectado un aumento de la temperatura del aire en observatorios de alta montaña de Europa occidental debido al incremento de las temperaturas mínimas diarias (DÍAZ & BRADLEY, 1997). Las poblaciones de árboles situadas en el límite de distribución de una especie se consideran sensibles a cambios ambientales incluidos los cambios climáticos (BRUBAKER, 1986). Por otro lado, los ecotonos son zonas de transición entre comunidades distintas y se suponen indicadores potenciales de dichos cambios ambientales (pasados o recientes) a nivel de poblaciones y comunidades (HANSEN & DI CASTRI, 1992). Las especies responden de forma individual a cambios ambientales tales como la variabilidad climática y sus respuestas no sólo dependerán de

su fenotipo y estrategia reproductiva, sino de posibles inercias de las poblaciones en su respuesta debidas a adaptaciones frente a climas adversos o a cambios de morfología como el paso de formas arbustivas a arbóreas y viceversa (KULLMAN, 1990; WOODWARD, 1990; LAVOIE & PAYETTE, 1992). En este trabajo, describimos la estructura y el patrón espacial del ecotono (ecotono bosque subalpino-pastos alpinos) que separa el límite altitudinal del bosque subalpino (*timberline*, límite del bosque denso) y el límite inferior de los pastos alpinos, incluyendo el límite de los individuos arbóreos (*treeline*, individuos con pies verticales de altura mínima igual a 2 m). En resumen, estudiaremos un ecotono que representa un límite de distribución altitudinal de *Pinus uncinata* Ram. y, a la vez, constituye un indicador potencial de las variaciones climáticas en la alta montaña.

Clásicamente, se ha considerado la isoterma de 10 °C para la temperatura media diaria del mes más cálido (suele ser julio en los Pirineos) como una buena aproximación al límite altitudinal (DAUBENMIRE, 1954; WARDLE, 1971; TRANQUILLINI, 1979; GRACE, 1989) o latitudinal (MIKOLA, 1962; KULLMAN, 1979) del bosque dada la coincidencia geográfica entre ambos.

MIKOLA (1962) encontró una buena correlación entre el crecimiento radial de *Pinus sylvestris* en su límite latitudinal y la temperatura media de julio. Este hecho destaca la importancia de la temperatura del aire para determinar la posición del límite del bosque (figs. 1. A. y 2). La hipótesis de MICHAELIS (1934) explicaría la relación entre las temperaturas del verano y el

A. BAJAS TEMPERATURAS (hipótesis de Michaelis 1934).

B. VIENTO + BAJAS TEMPERATURAS (Hadley & Smith 1986).

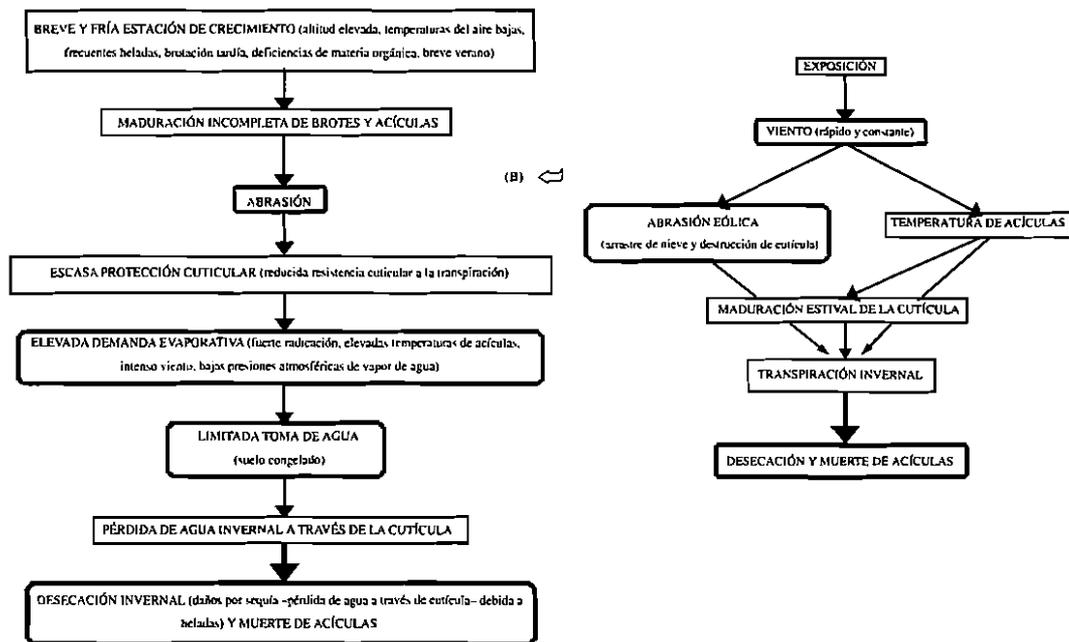


Fig. 1. A. Esquema causal de procesos (dentro de cuadros negros) y mecanismos conducentes a la desecación y muerte invernal de acículas de coníferas en el límite del bosque (modificado de TRANQUILLINI (1979) según la hipótesis inicial de MICHAELIS (1934) después reformulada por WARDLE (1971, 1974)). El agente causal principal son las bajas temperaturas aéreas (veranos breves y fríos) por encima del límite del bosque debidas a la elevada altitud (o latitud) y a la propia ausencia de árboles, capaces de modificar el microclima. Los factores ambientales (rodeados por cuadros grises con esquinas redondeadas) están situados donde intervienen a lo largo de la secuencia causal del esquema. B. Esquema hipotético sobre los efectos del viento en la desecación y muerte de acículas de coníferas del límite del bosque (modificado de HADLEY & SMITH, 1986). Estos autores (HADLEY & SMITH 1983, 1986, 1987, 1989) enfatizaron el efecto abrasivo y desecante de los fuertes vientos que soplan por encima del límite del bosque. Obsérvese que este esquema puede insertarse en el primer cuadro (A) en el punto señalado por el símbolo [(B) ⇨] o conectarse con B (símbolo ⇨). Símbolos como en A. [Causal scheme of processes (inside black squares) and mechanisms driving to needle desiccation and winter death of timberline conifers (modified from TRANQUILLINI (1979) following the initial MICHAELIS hypothesis (1934), later reformulated by WARDLE 1971, 1974). The main causal agent is low air temperature (short and cold summer) above timberline due to high elevation (or latitude) and the absence of trees, that are able to modify their microclimate. The environmental factors (inside gray squares with curved corners) are located where they intervene along the schematic causal sequence. B. Hypothetical scheme regarding the effects of wind on needle desiccation and death of timberline conifers (modified from HADLEY & SMITH, 1986). These authors (HADLEY & SMITH 1983, 1986, 1987, 1989) emphasized the abrasive and desiccating effect blowing above timberline. This representation can be inserted in the first schematic representation (A) in the point signaled by the symbol [(B) ⇨] or connect both schemes in B (symbol ⇨). Symbols as in A.]

límite forestal de las coníferas debido a una incompleta formación de la cutícula durante veranos cortos y fríos. La incompleta formación de la cutícula favorecería la transpiración excesiva, la cual junto a los suelos congelados y el aire seco causarían cierto estrés hídrico provocando la muerte de acículas durante el invierno (WARDLE, 1971; TRANQUILLINI, 1979; fig. 1. A.). Geográficamente, esto se manifiesta como un descenso de la altitud máxima del límite forestal en zonas con influencia oceánica, como son las islas (fig. 2.A.) o, a mayor escala, el hemisferio meridional respecto al septentrional (figs. 2.B. y C.). También se observa este descenso del límite del bosque en los bordes exteriores de ciertas cordilleras, con mayor influencia oceánica, como el caso de los Pirineos, donde desciende de una altitud máxima de 2500 m en la parte central a los 2300-2400 m en las zonas occidental y oriental (CARRERAS *et al.*, 1995). Las temperaturas máximas estivales menos elevadas en las áreas con influencia oceánica que en zonas continentales a similar altitud y latitud impedirían la formación completa de la cutícula (WARDLE, 1974).

Una de las tendencias generales evidentes al ascender en altitud es un descenso de la altura media de la vegetación (FRIEND & WOODWARD, 1990). El efecto de las bajas temperaturas sería menor en las formas postradas o arbustivas (*krummholz*), ya que su menor altura permite elevar la temperatura de sus meristemas respecto a la del aire como hacen plantas alpinas almohadilladas (GRACE, 1989). Otros autores enfatizan el efecto desecante de los intensos vientos a través de la abrasión y el desgaste de la cutícula, lo que favorecería una transpiración excesiva (HADLEY & SMITH, 1983; 1986; 1987; 1989) (fig. 1. B.).

Ambas explicaciones se complementan pero no bastan para explicar los mecanismos que controlan dónde y cómo aparecen los límites del árbol (en este contexto, un árbol es un individuo leñoso erecto con una altura mínima vertical que varía de 1 a 3 m según el autor) y del bosque a nivel mundial, aún teniendo en cuenta las complejas interacciones (temperatura, viento, nieve, crecimiento, regeneración). Por ello,

los enfoques ecofisiológicos y autoecológicos a nivel de individuos (TRANQUILLINI, 1979; GILPELEGRÍN, 1993; fig. 1) han pasado a ser completados por trabajos demográficos basados en poblaciones y comunidades, en los que se estudian procesos de regeneración y crecimiento desde la ecología y la paleoecología (KULLMAN, 1979; PAYETTE & FILION, 1985; SZEICZ & MACDONALD, 1995). Por ejemplo y respecto a la regeneración, es importante destacar que para muchas poblaciones de coníferas próximas a su límite altitudinal, disminuye el peso medio de las semillas, el número de semillas dispersadas por metro cuadrado y la capacidad germinativa en comparación con poblaciones a menor altitud (TRANQUILLINI, 1979).

El estudio del espacio como variable fundamental es necesario para entender cómo cambian las poblaciones (MARGALEF, 1991). Así, el bosque denso o grupos de árboles («islas de bosque») tienen claras ventajas sobre individuos aislados ya que modifican su microclima (retroalimentación positiva) reduciendo el efecto adverso de los extremos climáticos y mejorando las condiciones para el crecimiento y la regeneración (TRANQUILLINI, 1979). La descripción de la estructura o patrón espacial permite *inferir* los procesos temporales que la generaron (LEGEN-DRE & FORTIN, 1989). Pocos estudios sobre el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos han considerado la heterogeneidad espacial como factor básico que influye en el crecimiento y la supervivencia de los árboles aunque algunos autores han descrito someramente la estructura espacial (VEBLEN, 1979; DENDALETICHE, 1987).

P. uncinata forma la mayoría de los límites altitudinales del bosque en los Pirineos (CANTEGREL, 1983). Se considera una especie pionera y heliófila (BOSCH *et al.*, 1992; CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE, 1979). Sus plántulas resisten bien las heladas, incluso con poca protección nival (FREY, 1983). Sus límites altitudinales del bosque descienden en zonas con influencia oceánica o sobre sustratos calcáreos y alcanzan altitudes máximas (2500 m) en los Pirineos Centrales bajo condiciones continentales (CARRERAS *et al.*, 1995). Durante el Tardiglaciario, el límite del bosque se situaba a 1700 m en los Pirineos Cen-

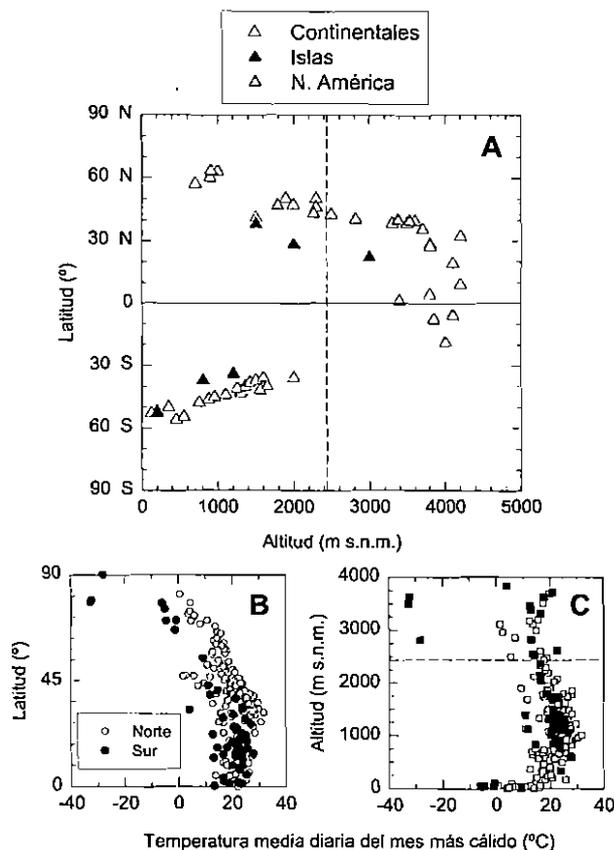


Fig. 2. A. Máxima altitud (m s.n.m.) de límites del bosque naturales en las montañas del mundo comparados con su respectiva latitud (°). Se representan algunos datos procedentes de islas, donde la influencia oceánica es mayor (triángulos negros). Datos de N. América (triángulos grises) y Escandinavia de DAUBENMIRE (1954) y KULLMAN (1979), respectivamente. El resto de los datos son de elaboración propia o bien proceden de WARDLE (1974). Las figuras inferiores representan la temperatura media diaria del mes más cálido (°C) respecto a la latitud (B) y a la altitud (C) para un gran conjunto de observatorios climáticos de los hemisferios Norte (símbolos blancos) y Sur (símbolos negros), según datos climáticos de MÜLLER (1982). Tanto el límite forestal como la temperatura media del mes más cálido suelen ser inferiores, para la misma altitud y altitud, en zonas del hemisferio Sur, donde la proporción entre la superficie de océanos y continentes es mayor y la continentalidad menor. En la figura A se señala la posición (altitud y latitud) del límite forestal estudiado (Tessó) con línea punteada. Este mismo tipo de línea representa una temperatura media del mes más cálido de 10° C frente a la latitud (B) y altitud (C) del límite estudiado. En las figuras A y C, se muestra la altitud de la isoterma de 10° C del mes más cálido (julio, línea discontinua) para los Pirineos españoles, que se sitúa a los 2438 m snm en promedio (DEL BARRIO *et al.*, 1990). Esta isoterma se considera una aproximación bioclimática al límite potencial del bosque. [Maximum elevation (m a.s.l.) of natural timberlines in world mountains compared with their respective latitudes (°). Some data from islands, where oceanic influence is greater, are shown (black triangles). Data from N. America (gray triangles) and Scandinavia from DAUBENMIRE (1954) and KULLMAN (1979), respectively. The rest of data are our own measurements or data taken from WARDLE (1974). The lower figures show average daily temperature of the warmest month (°C) compared with latitude (B) and elevation (C) for a great set of climatic observatories in the northern (white symbols) and southern hemispheres (black symbols); data from MÜLLER (1982). The timberline and the average daily temperature of the warmest month are usually lower, considering the same elevation and latitude, in southern hemisphere areas, where the proportion between the surface of oceans and continents is greater and the continentality is reduced. The position (elevation and latitude) of the studied timberline (Tessó) is shown in figure A (dotted line). The same type of line shows an average daily temperature of the warmest month equal to 10° C against the latitude (B) and elevation (C) of the studied timberline. The average elevation (2438 m asl) of the isotherm of 10° C for the warmest month (july, dashed line) for the Spanish Pyrenees is shown in figures A and C (DEL BARRIO *et al.*, 1990). This isotherm is considered a good bioclimatic approximation to the potential timberline.]

trales españoles (MONTSERRAT, 1992). La estructura altitudinal de este ecotono sigue, en algunos límites del bosque pirenaico de *P. uncinata*, la secuencia desde formas verticales con copas cónicas y simétricas en el bosque y en su límite hasta formas achaparradas arbustivas con copas asimétricas y extendidas horizontalmente (*krummholz*) por encima del límite arbóreo, pasando por formas intermedias con pies erectos y arbustivos, habitualmente con formas en bandera (GIL-PELEGRÍN & VILLAR, 1988). En la actualidad, la mayoría de los límites forestales pirenaicos han sido afectados por perturbaciones humanas locales, como talas o incendios para aumentar la superficie de pastos. Parece existir una recolonización reciente de los pastos por parte del bosque subalpino (SOUTADÉ *et al.*, 1982), debido al descenso de la presión ganadera (GARCÍA RUIZ & LASANTA MARTÍNEZ, 1990; BAS, 1993) y, quizás, a cambios climáticos.

El objetivo de este trabajo es describir espacialmente el ecotono para después inferir los procesos que lo generaron. Esta descripción espacial es un paso previo y necesario para inferir los procesos temporales que generaron este patrón espacial, porque la estructura espacial del ecotono condiciona la respuesta de éste a los cambios ambientales.

MATERIAL Y MÉTODOS

El límite del bosque estudiado está localizado en el Tessó del Son, en la zona periférica del Parque Nacional d'Aiguestortes y Estany de St. Maurici, en los Pirineos Centrales (fig. 3). El ecotono bosque subalpino-pastos alpinos está situado a una altitud media de 2330 m s.n.m., sobre pendientes elevadas (30-40°) y sustratos básicos. El recubrimiento arbustivo es importante, destacando matas cerradas de aproximadamente 50 cm de altura de *Rhododendron ferrugineum* L., además de *Vaccinium myrtillus* L. Las herbáceas dominantes son *Festuca gautieri* L. y *Dryas octopetala* L., esta última en la zona más elevada y de menor densidad de árboles. La vegetación de este ecotono es similar a la típica de un bosque del piso subalpino de *P. uncinata* con sotobosque dominado por *R. ferrugineum* (*Rhododendro-Pine-*

tum uncinatae, VIGO, 1976). El ecotono estudiado se comparará con otro situado en Las Cutas (42° 37' N, 00° 02' W), en la zona de preparque del P. N. de Ordesa y Monte Perdido (Pirineos Centrales), situado sobre sustratos calizos y a una altitud de 2100 m y que presenta abundantes formas arbustivas o *krummholz* siguiendo la secuencia altitudinal de formas antes descrita (GIL-PELEGRÍN & VILLAR, 1988).

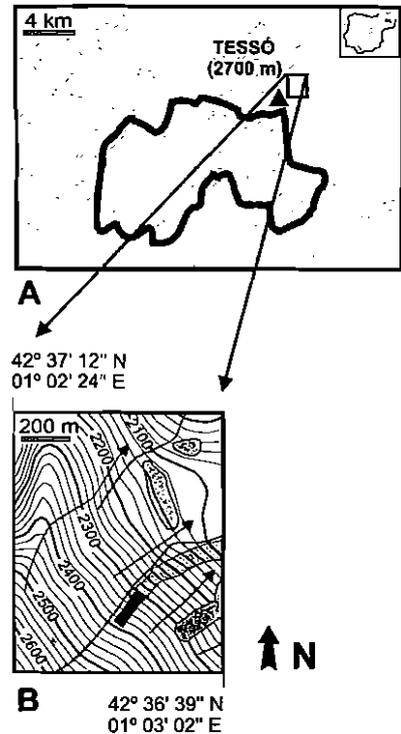


Fig. 3. A. Situación de la zona estudiada dentro de la Península Ibérica (esquina superior derecha) y localización y altitud de la montaña del Tessó del Son (triángulo negro) respecto al área del Parque Nacional d'Aiguestortes i Estany de Sant Maurici (área limitada por la línea gris). B. Localización detallada de la parcela de estudio (rectángulo negro) en la ladera situada en el Tessó orientada al NE y zonas de bosque denso (áreas grises). La flecha indica el N para todos los mapas. [Geographical location of the studied area in the Iberian Peninsula (upper right corner) and position and elevation of the Tessó del Son mountain (black triangle) respect the area of the Aiguestortes i Estany de Sant Maurici National Park (delimited by the gray line). B. Detailed location of the study plot (black rectangle) placed in the Tessó slope with NE aspect (gray areas represent dense forest). The arrow points N for both maps.]

El clima en el Tessó es continental y típico de una zona subalpina bajo cierta influencia oceánica (datos de Esterri 1054 m, 42° 37' N, 01° 07' E, 1970-97; Cavallers 1733 m, 42° 34' N, 00° 51' E, 1955-72; PLANA, 1985). De acuerdo con los gradientes térmicos calculados por PLANA (1985) para estaciones próximas, se puede estimar un descenso de 0,6 °C para las temperaturas medias de julio al ascender 100 m. Según regresiones estimadas por DEL BARRIO *et al.* (1990) y cálculos propios basados en las estaciones antes citadas, la temperaturas medias del año y de julio en nuestra zona de muestreo serían 2,5-3,0 °C y 10,6-12 °C, respectivamente. La precipitación anual supera los 1600 mm (con ≈48% en forma de nieve). El máximo espesor de nieve está dentro del rango 1,5-3,0 m. Los vientos predominantes provienen de direcciones O y NO.

El ecotono estudiado se considera poco afectado por actividades humanas durante los últimos 200 años. Dicha afirmación se basa en observaciones de campo, en fotografías aéreas (1946, E. 1:43000; 1957, E. 1:32000; y 1988, E. 1:5000) y en estudios históricos de uso del terreno en la zona (BRINGUE, 1995). No existen restos de carbón en los horizontes superficiales del suelo ni otro indicio de incendios recientes dentro de la parcela. El paisaje en el Tessó está compuesto por bandas de bosque separadas por corredores de pastos creados por avalanchas en las zonas cóncavas de la ladera. La probabilidad de avalanchas en esta montaña es elevada debido a sus pendientes muy inclinadas orientadas al NE (FURDADA, 1996).

Muestreo

La unidad de muestreo fue una parcela rectangular (30 x 140 m) colocada perpendicularmente al ecotono y con el lado mayor paralelo a la máxima pendiente, ya que los muestreos para detectar y describir ecotonos suelen realizarse perpendiculares a la supuesta zona de máximo cambio (VAN DER MAAREL, 1976). El tamaño de la parcela se seleccionó para que comprendiera en sus límites superior e inferior las dos comunidades separadas por el ecotono, es decir los

pastos alpinos y el bosque subalpino. El lado de la parcela de coordenadas $(x, y) = (30, y)$ –lado SE– estaba localizado cerca de un corredor de avalanchas con muy pocos pinos, mientras que el lado opuesto $-(x, y) = (0, y)$ – estaba cerca de un arroyo pedregoso. En dicha parcela cartografiamos todos los individuos vivos y muertos de *P. uncinata* mediante un sistema de coordenadas cartesianas perpendiculares (x) y paralelas (y) a la máxima pendiente. Para cada individuo medimos: diámetro basal (Db), diámetro a 1,3 m de altura (Dbh), altura de la rama viva más baja, máxima altura del tronco principal, radios de las copas en direcciones paralelas a los ejes de la parcela (4 radios por árbol), máximo número de cohortes de acículas vivas conservadas en las ramas (estimado contando las cohortes en 4-6 ramas por árbol situadas en la parte alta de la copa), número de internodos o de verticilos de ramas (incluyendo sus cicatrices) en el tronco más grande de cada árbol (estimación de la edad del árbol). Se hicieron observaciones cualitativas del estado de cada árbol (enfermo, muy inclinado, ramas rotas por la nieve, etc.). Además y para todos los individuos muertos (D), describimos el estado de descomposición (de menor a mayor descomposición: corteza presente, sin corteza pero con albura, sólo duramen presente, duramen muy podrido) y la situación (de pie, caído, talado). Los árboles vivos fueron clasificados de acuerdo con su tamaño, (BOSCH *et al.*, 1992), y de mayor a menor: adultos (A), $Dbh > 17,5$ cm; jóvenes (P), $7,5 < Dbh < 17,5$ cm; vástagos (S), $Dbh < 7,5$ cm y plántulas (SE), altura $< 0,5$ m.

La diversidad y cobertura de arbustos y herbáceas fue estimada usando 6 transectos altitudinales colocados cada 6 m en el eje perpendicular a la pendiente (eje x), es decir a los 0, 6, 12, 18, 24 y 30 m. Estos transectos descendían a lo largo de la pendiente desde el margen superior hasta el margen inferior de la parcela. Los contactos a lo largo de los transectos se realizaron cada metro y considerando dos estratos por contacto: el tipo de sustrato inferior (suelo, materia orgánica, roca –piedras cuyo diámetro supera 1 dm–, gravillas –piedras cuyo diámetro es menor de 1 dm–, musgo) y la especie arbustiva o herbácea (en total, 6 transectos x 141 contac-

tos/transecto \times 2 estratos/contacto = 1692 datos). Este tipo de muestreo es una modificación del método del punto (BARBOUR *et al.*, 1987). La nomenclatura botánica sigue a DE BOLÓS *et al.* (1993) y a CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE (1979).

Cálculos de diversidad y análisis estadísticos

Los índices de diversidad utilizados han sido el de Shannon-Weaver y el índice de Margalef $((S - 1) / \ln N)$, donde S es el número de especies y sustratos en nuestro caso, y N es el número total de individuos o contactos (SHANNON & WEAVER, 1949; MARGALEF, 1957; 1974; MAGURRAN, 1989). La diversidad fue expresada en forma de espectros para mostrar los aspectos de organización espacial de la comunidad (MARGALEF, 1974).

La asociación entre variables se estudió mediante el coeficiente no-paramétrico de correlación de Spearman (r_s), dado que la mayoría de las variables analizadas no mostraban distribuciones normales (SOKAL & ROHLF, 1995). Para comparar medias de distintas variables y comprobar si eran significativamente diferentes, utilizamos el test no-paramétrico U de Mann-Whitney (SOKAL & ROHLF, 1995).

Análisis espacial

Para comparar las densidades de individuos de las distintas clases de tamaño, la parcela se subdividió en 115 cuadrados de 6 m \times 6 m para los cuales calculamos la densidad de individuos de cada clase. La densidad, como otras variables de los árboles, presenta autocorrelación espacial, es decir el valor (z_i) que toma la variable densidad en una localización (p. ej. el cuadrado cuyo centro tiene como coordenadas x_i, y_i) afecta al valor (z_j) que toma esa variable en otra localización (x_j, y_j) próxima (LEGENDRE, 1993). Para correlacionar densidades de distintas clases de individuos, se realizó la corrección para datos con autocorrelación espacial propuesta por CLIFFORD *et al.* (1989). Esta corrección estima el

tamaño efectivo de muestra teniendo en cuenta la autocorrelación espacial.

Análisis del patrón de puntos

El objetivo de este grupo de técnicas estadísticas es responder a la pregunta: ¿están los árboles distribuidos de forma agregada, al azar o de forma regular? Consideraremos los árboles como puntos situados en un espacio bidimensional (la parcela). La respuesta a esta pregunta dependerá de la escala analizada ya que los árboles de un bosque presentan una distribución agregada en una parcela de 0,5 ha pero podría mostrar una distribución regular a una escala menor (0,01 ha p. ej.).

Se analizó el patrón de distribución de cada clase de árboles individualmente (A, P, S, SE) —análisis univariante— así como la interacción entre grupos de árboles (A-P, A-S, A-SE, P-S, etc.) —análisis bivariante— mediante las funciones $K(t)$ y $K_{12}(t)$ de Ripley, respectivamente (RIPLEY, 1977; HAASE, 1995). La función $K(t)$ se basa en el cálculo de las distancias (t) de cada árbol al resto de árboles y en la varianza de dichas distancias. La función $\lambda K(t)$, donde $\lambda = n / A$ es la intensidad o densidad o número de puntos n por unidad de área A , es el número esperado de árboles dentro de un círculo de radio t centrado en un árbol cualquiera. Un grupo de árboles al azar (distribución de Poisson) producirá un valor $K(t) = \pi t^2$ (área de un círculo de radio t). Valores superiores o inferiores a $K(t) = \pi t^2$ indicarán agregación o una distribución regular, respectivamente. La función $K(t)$ puede calcularse para una distancia (t) máxima igual a la mitad del lado más corto de la parcela (en nuestro caso, $30 / 2 = 15$ m). Para comparar los valores calculados de la función $K(t)$ para los datos con los valores esperados de la función $K(t)$ y determinar si los datos están o no *significativamente* distribuidos de cierto modo, se someten los datos originales a una aleatorización mediante un test de Monte Carlo y se obtienen los límites de confianza al 99 % (100 simulaciones darán los intervalos de confianza para $p < 0,01$). Los datos se expresan usando la función $L(t)$ en función de la distancia t , donde

$L(t) - t = (K(t) / \pi)^{0.5} - t$ (BESAG, 1977; HAASE, 1995).

De modo análogo, la función $K_{12}(t)$ describe el tipo de interacción entre dos grupos (1 y 2) de árboles (A y P, p. ej.). Los dos grupos de árboles analizados serán espacialmente independientes si $K_{12}(t)$ está dentro de los intervalos de confianza (99%), y estarán positiva (atracción) o negativamente (repulsión) asociados en el espacio si $K_{12}(t)$ es mayor o menor que el valor derivado de la simulación, respectivamente (DUNCAN, 1991). De igual modo a $K(t)$, expresaremos los resultados como $L_{12}(t) - t = (K_{12}(t) / \pi)^{0.5} - t$.

Análisis del patrón de superficies

Cada árbol no es sólo un punto sino que presenta variables (z_i , altura, Dbh, edad, etc.) asociadas a sus dos coordenadas (x_i , y_i). Podemos ajustar una superficie continua que describa la estructura espacial del ecotono para una variable dada. Dicha superficie puede imaginarse como una lona colocada sobre todos los árboles capaz de describir su variación espacial de altura por ejemplo. Se mostrará el ejemplo de la altura del tronco interpolada usando *kriging* basado en un semivariograma lineal omnidireccional (BURROUGH, 1995). El siguiente paso consiste en caracterizar la estructura espacial de dichas variables y determinar si existe autocorrelación espacial (¿los valores de altura de árboles vecinos son mayores o menores de lo esperado al azar?). Para ello, se utilizan correlogramas espaciales, o gráficos que muestran cómo la autocorrelación cambia en función de la distancia. Los correlogramas exigen la estacionaridad de medias y varianzas en el área de muestreo, mientras que los semivariogramas sólo requieren que la varianza no supere un valor límite en el área estudiada (CLIFF & ORD, 1981; LEGENDRE & FORTIN, 1989; CRESSIE, 1993; DUTILLEUL & LEGENDRE, 1993). Para afrontar este problema con nuestros datos de altura, se ajustó una función cuadrática para quitar la tendencia a gran escala y conseguir acercarnos al requisito de estacionaridad o dividimos el área de muestreo en dos subáreas iguales en las que se cumpliera dicha estacionaridad para poder realizar

el análisis del patrón de superficies (ISAAKS & SRIVASTAVA, 1989; DUTILLEUL & LEGENDRE, 1993). Elegimos los correlogramas espaciales de Moran calculados en todas las direcciones (CLIFF & ORD, 1981; LEGENDRE & FORTIN, 1989). El coeficiente I de autocorrelación espacial de Moran es análogo al coeficiente de correlación de Pearson y muestra valores nulos, positivos y negativos según exista autocorrelación nula, positiva y negativa, respectivamente. Tanto la significación de todo el correlograma como la de cada valor de autocorrelación para cada clase de distancia (en nuestro caso equidistantes) deben contrastarse. La forma del correlograma describe la estructura espacial de los datos. Un gradiente producirá un correlograma con valores de autocorrelación positiva a distancias cortas (árboles vecinos similares) descendiendo a valores nulos y negativos de autocorrelación para distancias grandes (árboles distantes diferentes). La distancia a la cual la curva del correlograma cruza el eje de abscisas para valores de autocorrelación nula corresponde al tamaño promedio de la mancha (*patch*) de influencia de la variable. Expresaremos el índice I de Moran como valores estandarizados Z (UPTON & FINGLETON, 1985; DUNCAN & STEWART, 1991). Tanto el análisis del patrón de puntos como el análisis del patrón de superficies se realizaron utilizando el software de DUNCAN (1995).

Detección y descripción de fronteras

Los ecotonos pueden considerarse compuestos por grupos de fronteras próximas en el espacio y que indican zonas de máximo cambio entre comunidades distintas (FORTIN, 1992). Una frontera puede definirse como una superficie o línea que une los puntos donde los gradientes de las variables medidas alcanzan mayores pendientes, o sea donde las tasas de cambio son máximas (MARGALEF, 1991). Existen diferentes metodologías estadísticas para caracterizar las fronteras (HOLLAND *et al.*, 1991; HANSEN & DI CASTRI, 1992).

El algoritmo usado (*lattice-wombling*) requiere la distribución regular de los datos en cuadrícula. Por ello, previamente se transformaron los datos

de densidad, estructura (Db, Dbh, altura, radios de las copas, número máximo de cohortes de acículas vivas y altura de la primera rama viva) y edad estimada de los árboles en promedios para los 115 cuadrados de 6 m x 6 m. Sobre estos datos calculamos las derivadas (tasas de cambio) de las variables seleccionadas (WOMBLE, 1951; BARBUJANI *et al.*, 1989; FORTIN, 1994). Se calcularon las tasas de cambio de variables únicas (densidad y edad estimada) o el promedio de las tasas de cambio de un grupo de variables (variables estructurales).

De entre todas las tasas de cambio calculadas, se seleccionan las más elevadas (en nuestro caso el 10%, porcentaje arbitrario basado en nuestra experiencia). Estas tasas de cambio más altas se llaman *elementos de frontera* (*boundary elements*, BEs; FORTIN, 1994), porque pueden formar parte de una frontera. Los BEs se someten a un test de Monte Carlo de significación mediante aleatorización (las posiciones de BEs calculadas se mezclan al azar en el espacio 100 veces). Se considerará la aparición de una frontera (*boundary*) si la mayoría (>75%) de los BEs significativos ($p < 0,01$) aparecen contiguos en el espacio. Podrán aparecer BEs aislados (*singletons*) o grupos de pocos (<75% del total de BEs significativos) BEs contiguos (*subgraph*) (FORTIN, 1992; 1997).

Ordenación

Una ordenación es toda metodología multivariable que ordena objetos, sean sitios de muestreo y/o variables bióticas (p. ej. especies), según su semejanza a lo largo de gradientes ambientales (TER BRAAK, 1994; 1995). El Análisis Canónico de Correspondencias (*Canonical Correspondence Analysis*, CCA) ordena muestras de variables bióticas —especies— en función de su relación con variables abióticas —ambiente—, suponiendo una respuesta unimodal para las variables bióticas o dependientes (TER BRAAK, 1995). Esto permite interpretar la relación ambiente-organismos y comprobar si las variables abióticas o independientes elegidas y medidas explican parte de la variación de las variables bióticas o dependientes. Se eligió un modelo unimodal, porque análisis preliminares

de nuestros datos mostraron la existencia de distribuciones próximas a las unimodales para las distintas clases de árboles (variables dependientes) a lo largo del ecotono. Por otro lado, ordenaciones directas previas basadas en Análisis de Correspondencias (*Correspondence Analysis*, CA) mostraron gradientes claros en la distribución de los árboles a lo largo del ecotono. Para hacer comparables las variables bióticas (densidad, tamaño y edad estimada de los árboles) y las abióticas (posición espacial —coordenadas del centro de cada cuadrado— y tipo de sustrato a lo largo de los transectos), los datos originales de ambas se transformaron en valores promedios para 115 cuadrados (resultantes de una malla de 5 x 23 cuadrados) de 6 m x 6 m en los que se subdividió la parcela (excluimos los 5 cuadrados situados en el límite inferior de la parcela por caer el 66,67 % de su superficie fuera de la parcela). Se usaron dos matrices en las cuales las filas eran los sitios de muestreo, los 115 cuadrados de 6 m x 6 m. Las columnas eran las variables bióticas (densidad, variables estructurales y edad estimada para cada clase de árboles) en la matriz principal y las variables abióticas (espacio, tipo y cobertura de sustrato) en la segunda matriz. Las variables espaciales eran las coordenadas (x , y) de los centros de los 115 cuadrados en que subdividimos la parcela, a las que añadimos los términos necesarios para completar una regresión cúbica (xy , x^2 , y^2 , x^2y , xy^2 , x^3 , y^3) y captar toda la variación espacial posible, tal y como sugiere LEGENDRE (1990). Los datos de las variables dependientes (árboles) fueron estandarizados para homogeneizar las variables en cuanto a su dimensión (LEGENDRE & LEGENDRE, 1983). Finalmente, utilizamos la versión sin tendencia de CCA (*Detrended CCA*, DCCA) para resaltar la relación entre los dos ejes de ordenación, a pesar de que el efecto arco no es habitual al utilizar pocas variables ambientales en un CCA (TER BRAAK, 1986; 1988). El método empleado para quitar la tendencia fue el de polinomios de segundo orden. La significación de todos los ejes así como de cada variable seleccionada se realizó al nivel del 5% usando el test de permutación de Monte Carlo. Todos los análisis de ordenación se realizaron usando CANOCO versión 3.11 (TER BRAAK, 1988).

RESULTADOS

Distribución espacial y tamaño de los individuos de *P. uncinata*

Ninguna estructura espacial era evidente al situar los individuos de *P. uncinata* localizados dentro del ecotono de acuerdo a su tamaño (diámetro basal), excepto la presencia de árboles más grandes dentro del bosque o en su límite (A, adultos) e individuos más pequeños (SE, plántulas) agrupados por encima del límite arbóreo (figs. 4 y 5). El límite del bosque denso se situó visualmente en la posición del eje de la parcela paralelo a la pendiente y ≈ 100 m. La mitad superior de la parcela, próxima al límite del árbol y a los pastos, contenía un 88% de todas las plántulas. Los máximos de diversidad de individuos aparecen en las zona superior ($y = 20-40$ m) e inferior del ecotono ($y = 80-90$ m), donde se encuentran todas las clases de individuos representadas, mientras las áreas con diversidad baja son debidas a la dominancia de adultos ($y = 128-138$ m) o plántulas ($y = 0-10$ m, fig. 5). Los pinos muertos predominaban en la mitad superior de la parcela, por encima del límite del bosque (figs. 4 y 5). La altura media \pm desviación estándar para cada grupo de individuos fue: adultos (A), $9,97 \pm 3,33$ m; jóvenes (P), $4,28 \pm 1,40$ m; vástagos (S), $1,72 \pm 0,78$ m; plántulas (SE), $0,19 \pm 0,12$ m e individuos muertos (D) con corteza (poco podridos), $2,57 \pm 1,76$ m. Tal como muestra la figura 5 y exceptuando los muertos, la secuencia de abundancia de estas clases individuos (calculando para cada clase de individuos la posición media a lo largo del eje paralelo a la pendiente, y) al descender por el ecotono (SE \rightarrow P \rightarrow S \rightarrow A) no sigue exactamente una secuencia de tamaño creciente (SE \rightarrow S \rightarrow P \rightarrow A).

En cuanto a la distribución de las clases de individuos según los ejes de la parcela, aparecían varios máximos de abundancia a lo largo de la pendiente (y) sin una distribución clara (p. ej. a $y = 50-52$, $64-66$ y $122-124$ m) y tres claros picos de abundancia (uno central y dos laterales) en el eje perpendicular a la pendiente (figs. 4, 6 y 7). Las tres bandas paralelas a la pendiente eran consistentes a lo largo de la parcela, pues se

hallaron máximos de distribución confirmando su presencia al subdividir la parcela en 4 zonas de 30×35 m (fig. 6). Si esta división se hacía según la clase de individuos, las bandas permanecen aunque algunas clases abundan en las bandas laterales (A, S y D) y otras en la central (S, SE) (fig. 7). Esta distribución similar

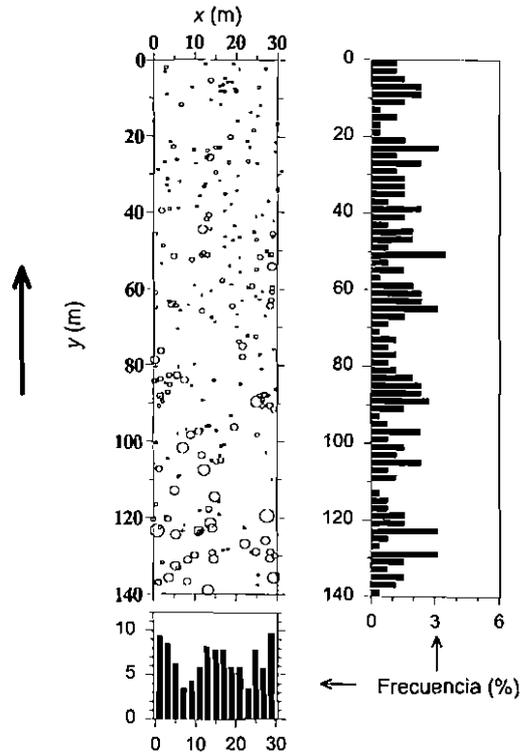


Fig. 4. Posición en la parcela y frecuencia relativa (porcentaje sobre el total) de todos los individuos de *P. uncinata* (barras negras). La frecuencia se calculó cada 2 m a lo largo de los ejes paralelo (y) y perpendicular (x) a la pendiente de la parcela que cruza el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos. La posición aproximada del límite del bosque está en $y \approx 100$ m. El tamaño de los círculos es proporcional al diámetro basal de los individuos vivos (no está a la escala de la parcela) y las cruces representan a los individuos muertos. La flecha apunta pendiente arriba. [Position and relative frequency (percentage) of all *P. uncinata* individuals (black bars) every 2 m along the plot axes parallel (y) and perpendicular (x) to the slope. The plot crosses the subalpine forest-alpine pasture ecotone. The approximate position of timberline is at $y \approx 100$ m. The size of circles is proportional to the basal diameter of living individuals (different scale from that of the plot) and the crosses are dead individuals. The arrow points upslope.]

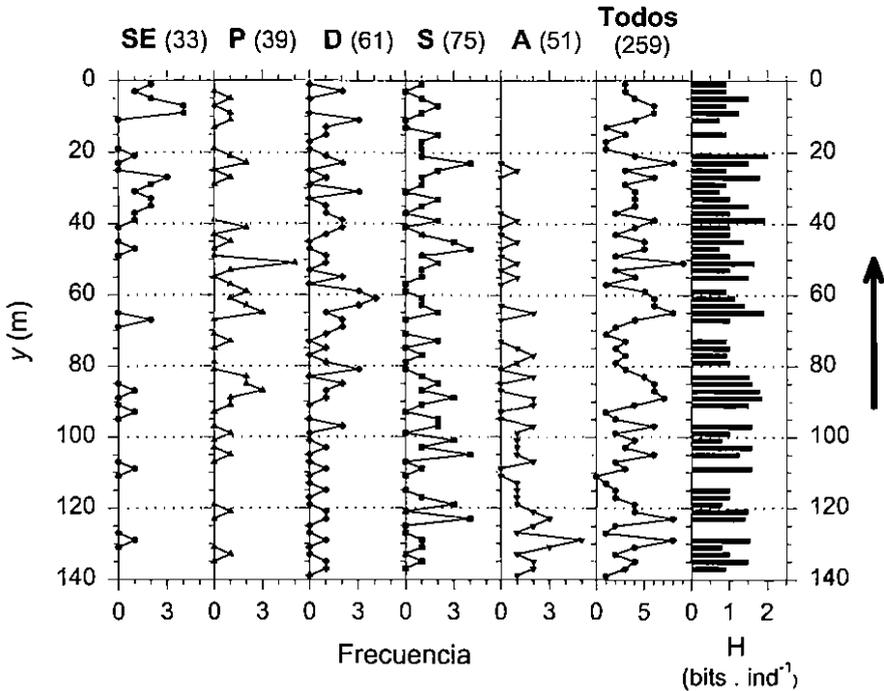


Fig. 5. Frecuencia absoluta de individuos de *P. uncinata* y diversidad de tipos de individuos (gráfica de barras, *H*, índice de Shannon-Weaver) calculados cada 2 m a lo largo del eje paralelo a la máxima pendiente (*y*). Se han considerado varias clases de individuos según su tamaño (en orden de tamaño decreciente: A, adultos; P, jóvenes; S, vástagos; SE, plántulas) más los individuos muertos (D). La secuencia, de izquierda a derecha en la gráfica, de las figuras de las clases de individuos sigue valores medios mayores de *y*, o sea menor altitud (p. ej. las plántulas -SE- se sitúan, en promedio, a la altitud más elevada). Entre paréntesis se indica el número de individuos de cada clase y la última gráfica de barras señala la distribución de todos los individuos. La flecha indica la dirección en la que aumenta la altitud. [Absolute frequency of *P. uncinata* individuals and diversity of classes of individuals (bars figure, *H*, Shannon-Weaver index) calculated every 2 m along the axis parallel to the maximum slope (*y*). The classes of individuals are classified according to their size: (in order of decreasing size: A, adults; P, poles; S, saplings; SE, seedlings) and dead individuals (D). The sequence, from left to right, of the figures of the classes of individuals follows greater average values of *y* or lower elevation (e. g. the seedlings -SE- show the highest average elevation). The number of individuals for each class of individuals is indicated in parentheses and the last bars figure shows the distribution of all individuals. The arrow points upslope.]

para las distintas clases de individuos a lo largo del eje perpendicular a la pendiente (*x*) no produce claros máximos o mínimos de diversidad de individuos en este eje (fig. 7). Al correlacionar para cada clase de individuo las coordenadas paralelas (*y*) y perpendiculares (*x*) a la pendiente, no obtuvimos ningún coeficiente de correlación de Spearman (r_s) significativo ($p > 0,05$). Sin embargo, los individuos muertos (D) abundaban en el lado de la parcela próximo a una zona de avalanchas (30, *y*), como lo demuestra el coeficiente de correlación significativo y positivo ($r_s = 0,55$, $n = 14$, $p < 0,05$) entre la frecuen-

cia absoluta de individuos muertos, calculada cada 2 m, y la posición a lo largo del eje perpendicular a la pendiente (*x*) (fig. 7).

Al relacionar las densidades de cada clase de individuos para cuadrados de 6 m x 6 m y tras corregir la autocorrelación espacial, sólo encontramos correlaciones significativas ($p < 0,1$) y positivas para las comparaciones A-P ($p < 0,07$) y P-S ($p < 0,01$) (fig. 5).

En la distribución de todos los individuos vivos según su diámetro 1,3 m de altura (Dbh), destaca la abundancia de los pequeños (Dbh = 0 cm,

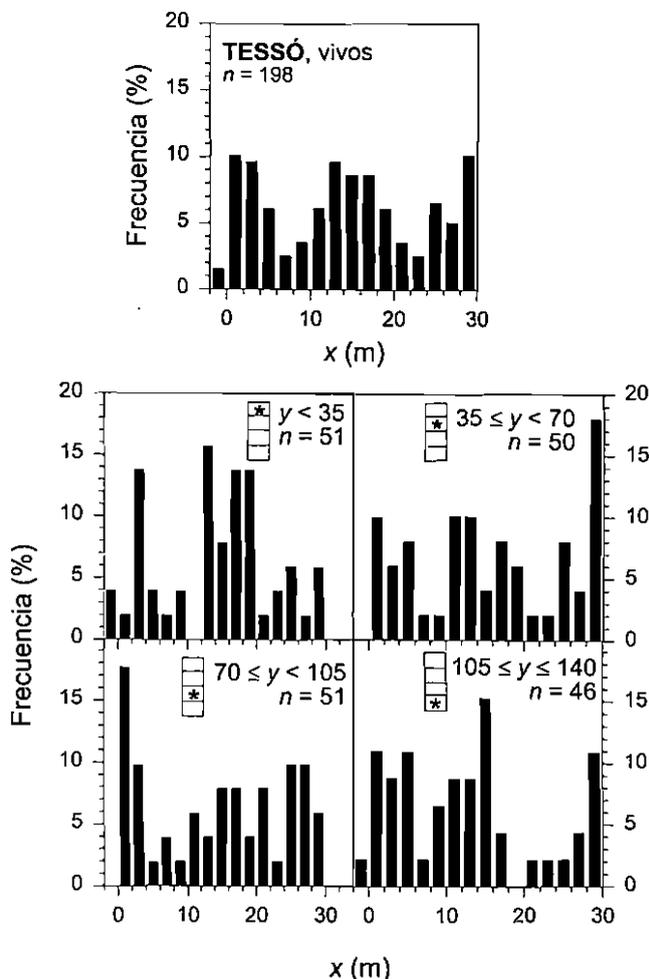


Fig. 6. Frecuencia relativa (porcentaje) de individuos vivos de *P. uncinata* a lo largo del eje menor de la parcela perpendicular a la máxima pendiente (x). Los tres picos del histograma superior (uno central, $x = 10-20$ m, y dos laterales, $x = 0-10$ m, $x = 20-30$ m) indican la presencia de tres grupos alargados de árboles (subbandas) en toda la parcela, debidos probablemente al efecto de los aludes. Estos picos aparecen menos claramente si dividimos la parcela en 4 subzonas de 35 m de largo, indicadas por la situación del asterisco en los 4 histogramas inferiores (subzonas: $y < 35$, parte superior; $35 \leq y < 70$, parte superior media; $70 \leq y < 105$, parte inferior media; $105 \leq y \leq 140$, parte inferior). En cada subzona, n es el número de individuos vivos. [Relative frequency (percentage) of living *P. uncinata* individuals along the smaller plot axis perpendicular to the slope (x). The three peaks of the upper histogram (one central, $x = 10-20$ m, and two lateral, $x = 0-10$ m, $x = 20-30$ m) indicate the presence of three elongated groups of trees (subbands) in the plot, probably formed by the effect of snow avalanches. These peaks appear less clearly if the plot is divided in 4 subareas 35-m long, indicated by the asterisk situation in the 4 lower histograms (subareas: $y < 35$, upper area; $35 \leq y < 70$, middle upper area; $70 \leq y < 105$, middle lower area; $105 \leq y \leq 140$, lower area). In each subarea, n is the number of living individuals.]

$n = 61$), apareciendo un máximo secundario para aquellos con $Dbh = 25-30$ cm (fig. 8). La función logarítmica (frecuencia = $a + b \cdot \ln(Dbh)$), $a = 28,34$, $b = -5,56$, $r = 0,92$, $n = 15$, p

$< 0,001$) describe bien la distribución de diámetros de los individuos vivos. Excluyendo aquellos individuos cuyo $Dbh = 0$ cm, el ajuste mejora y cambian los parámetros aunque no el

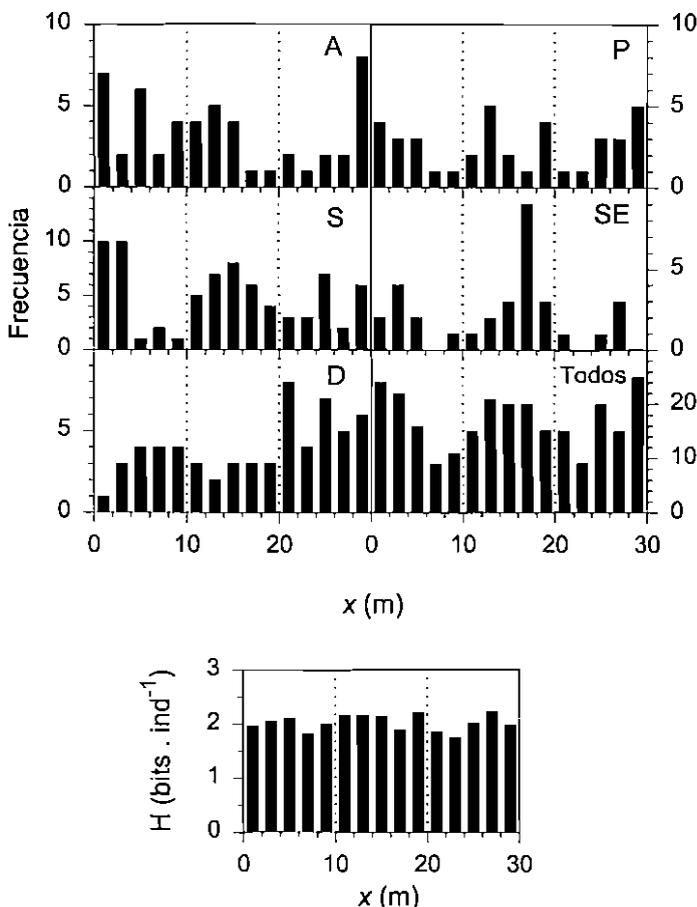


Fig. 7. Frecuencia absoluta de las distintas clases de individuos de *P. uncinata* según su tamaño y diversidad de tipos de individuos (*H*, índice de Shannon-Weaver) calculados cada 2 m a lo largo del eje perpendicular a la pendiente (*x*). Abreviaturas como en la fig. 5. [Absolute frequency of the classes of *P. uncinata* individuals according to their size and diversity of classes of individuals (*H*, Shannon-Weaver index) calculated every 2 m along the axis perpendicular to the slope (*x*). Abbreviations as in fig. 5.]

tipo de función ($a = 54,76$, $b = -13,19$, $r = 0,97$, $n = 14$, $p < 0,001$).

En el caso de la distribución de altura de los individuos vivos predominaban los individuos pequeños de nuevo (0-0,5 m), con un segundo pico de abundancia para aquellos con alturas en el rango 1,5-2 m y un último pico menor (clases de 1 m) para individuos altos de 8-9 m (fig. 8). La función logarítmica describió bien la distribución de alturas para clases de 2 m ($a = 77,66$, $b = -29,21$, $r = 0,96$, $n = 8$, $p < 0,001$), 1 m ($a = 37,72$, $b = -14,20$, $r = 0,96$, $n = 15$, $p < 0,001$)

y 0,5 m ($a = 18,67$, $b = -7,04$, $r = 0,92$, $n = 30$, $p < 0,001$).

Los valores máximos de Dbh y altura en el ecotono situado en el Tessó fueron 65,9 cm y 15 m, respectivamente. Considerando los individuos muertos, el Dbh máximo medido para éstos fue 80 cm. Se pueden también comparar algunos datos estructurales medidos en el Tessó con otro límite forestal próximo a Ordesa dominado por individuos *krummholz* arbustivos (CAMARERO & GUTIÉRREZ, resultados no publicados). Excluyendo los individuos vivos cuyo Dbh = 0 cm en

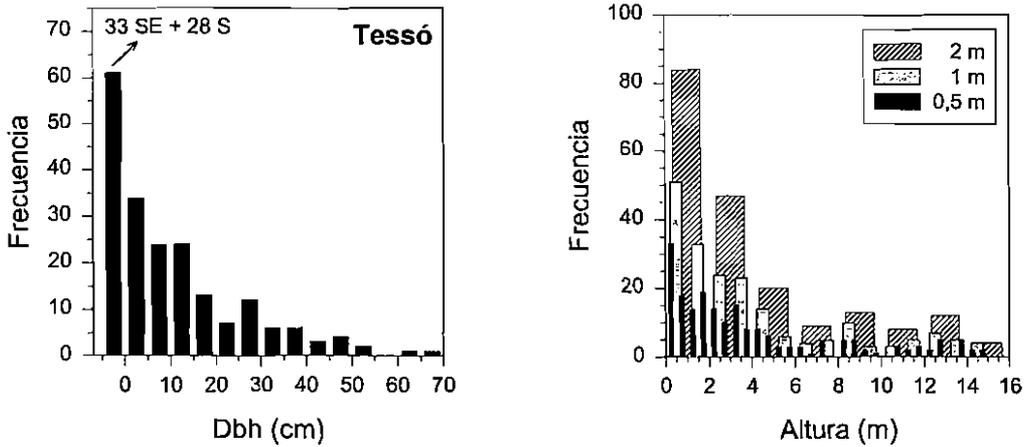


Fig. 8. Distribución (frecuencia absoluta) de los individuos vivos de *P. uncinata* según su diámetro a 1,3 m de altura (Dbh, clases de 5 cm) y según su altura (clases de 2, 1 y 0,5 m) para el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos estudiado. Se indica el número y tipo de individuos según su forma y tamaño para aquellos cuyo Dbh = 0 cm (altura < 1,3 m): S, vástagos ($n = 28$); y SE, plántulas ($n = 33$). [Distribution (absolute frequency) of living *P. uncinata* individuals according to their diameter at breast height (Dbh, 5 cm classes) and stem height (2, 1 and 0.5 m classes) for the studied subalpine forest-alpine pasture ecotone. The number and type of individuals whose Dbh = 0 cm (height < 1.3 m) is shown: S, saplings ($n = 28$); and SE, seedlings ($n = 33$).]

ambos ecotonos, los valores medios (± 1 SD) de Dbh para Ordesa ($16,24 \pm 9,40$ cm) y Tessó ($16,46 \pm 14,25$ cm) no son significativamente distintos (test de Mann-Whitney, $p = 0,16$, $n = 135$). Sin embargo, la altura media (± 1 SD) de los individuos vivos de Ordesa ($1,57 \pm 3,02$ m) fue significativamente ($p < 0,001$, $n = 198$) menor que la obtenida para el ecotono localizado en el Tessó ($4,05 \pm 4,12$ m).

Análisis del patrón espacial de los individuos de *P. uncinata* en el ecotono

Patrón de puntos (casos uni- y bivalente)

Todas las clases de individuos muestreados en la parcela estaban significativamente ($p < 0,01$) distribuidas en agregados. A medida que aumenta el tamaño de los árboles, estos se agregan a una distancia mayor debido a la mayor competencia intraespecífica (un árbol más grande requiere más espacio para obtener sus recursos). Así, las plántulas (SE) y los adultos (A) se agregaban a partir de 1 y 4 m, respectivamente (fig. 9. A.). Los vástagos (S) sólo mostraban agregación espacial de 1 a 7 m (fig. 9. A.). Los

muertos (D) y jóvenes (P) se agregaron a 4-15 m y 2-7 m, respectivamente.

Respecto a las interacciones espaciales entre grupos de puntos, encontramos atracción entre vástagos y plántulas (S-SE) en un radio de 4-15 m y repulsión entre adultos y plántulas (A-SE) a 7-11 m, ya que las plántulas y los adultos se concentran en las partes superior e inferior del ecotono, respectivamente (figs. 5 y 9. B.). Además, adultos y jóvenes (A-P) no mostraron interacción significativa ($p < 0,01$) para el rango de distancias (1-15 m) analizado (fig. 9. B.).

Patrón de superficies (correlogramas de Moran)

Se realizó una exploración preliminar de la variación espacial de determinadas variables a lo largo del ecotono antes de resumir dicha variación mediante correlogramas. La figura 10 muestra la variación del número de cohortes de acículas vivas (medias \pm SD cada 2 m) a lo largo de la pendiente (eje y) para los ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos de el Tessó y Ordesa (figuras inferiores), y la variación del número de

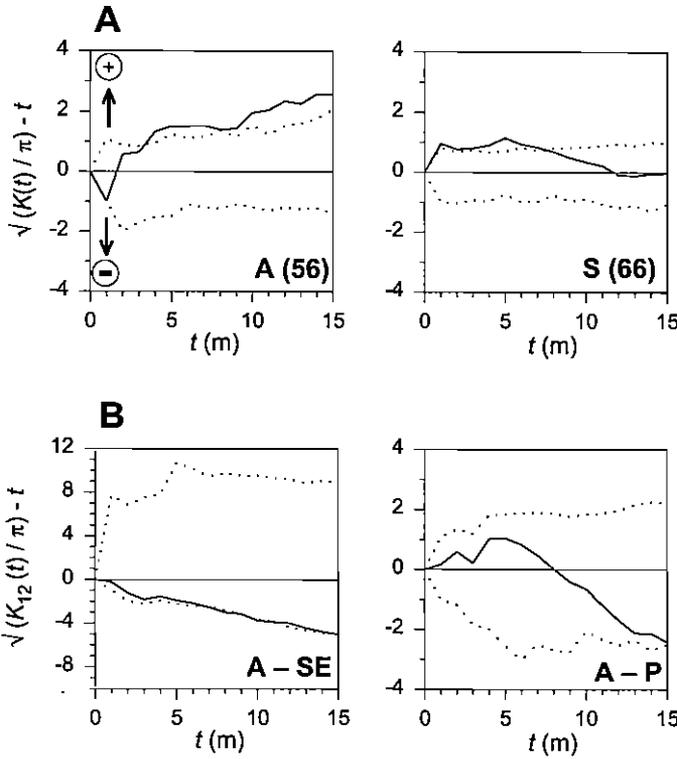


Fig. 9. A. Resultado del análisis del patrón de puntos univariable para los adultos (A) y vástagos (S). Se indica entre paréntesis el número de individuos analizados en cada caso. Los adultos y los vástagos están significativamente agregados ($p < 0,01$) de 4 a 15 m y de 1 a 7 m, respectivamente. B. Resultado del análisis del patrón de puntos bivariable para las interacciones adultos-plántulas (A-SE) y adultos-jóvenes (A-P). Los valores (línea continua) por encima y por debajo de los intervalos de confianza (línea punteada) indican agregación (símbolo +) y repulsión (símbolo -) significativas ($p < 0,01$), respectivamente. [Univariate point pattern analysis of adults (A) and saplings (S). The number of individuals analyzed for each class of individuals is indicated in parentheses. The adults and saplings are significantly aggregated ($p < 0.01$) from 4 to 15 m and from 1 to 7 m, respectively. B. Bivariate point pattern analysis for the interactions adults-seedlings (A-SE) and adults-poles (A-P). The values (continuous line) above and below the confidence intervals (dotted line) indicate significant ($p < 0.01$) aggregation (symbol +) and repulsion (symbol -), respectively.]

verticilos del tronco (edad estimada para la clase regeneradora de las últimas cinco décadas) de los individuos vivos del ecotono situado en el Tessó (figura superior). En todos los casos se aprecia un aumento no-lineal de la variable considerada al descender en altitud. Sin embargo, este aumento fue mucho más pronunciado en Ordesa y gradual en el Tessó (obsérvese la pendiente de las rectas ajustadas en la fig. 10). Se aprecia también que la variabilidad en cuanto a cohortes de acículas del ecotono de Ordesa es mucho mayor en zonas inferiores del ecotono mientras que, en el Tessó, es alta arriba y abajo

para las variables cohortes de acículas y verticilos en el tronco (fig. 10). El número de cohortes de acículas vivas está correlacionado con variables estructurales como la altura ($r_s = 0,73$, $p < 0,001$, $n = 186$) o el número de verticilos del tronco ($r_s = 0,63$, $p < 0,001$, $n = 162$), ajustándose en ambos casos funciones potenciales si consideramos el número de acículas como variable dependiente. En comparación, los mejores predictores de la edad estimada fueron la altura ($r_s = 0,84$, $p < 0,001$, $n = 167$) y el diámetro basal de los individuos vivos ($r_s = 0,81$, $p < 0,001$, $n = 164$), siguiendo ambos casos funcio-

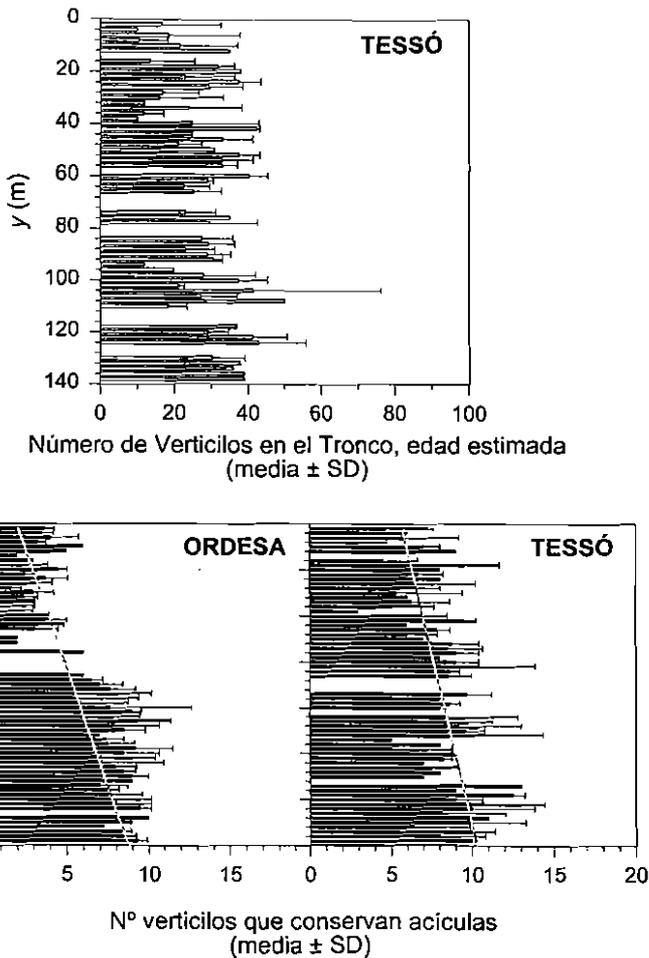


Fig. 10. Variación del número de verticilos del tronco (edad estimada para los individuos nacidos en los últimos 50 años) a lo largo de la pendiente (eje y, medias \pm SD calculadas cada 2 m) para los individuos vivos de *P. uncinata* del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos situado en el Tessó (figura superior) y variación del número máximo de cohortes de acículas vivas para los ecotonos de Ordesa y Tessó (figuras inferiores; medias \pm SD calculadas cada 2 m a lo largo del eje y). La única intención del ajuste lineal (líneas grises) para ambos casos es sólo indicar el gradiente más suave en el Tessó. La flecha indica la dirección en la que aumenta la altitud. [Variation of the number of whorls in the stem (estimated age for individuals less than 50 years old) along the slope (axis y, average values \pm SD calculated every 2 m) for living *P. uncinata* individuals of the subalpine forest-alpine pasture ecotone located in Tessó (upper figure). The lower figures show the variation of the maximum number of living needle cohorts for the ecotonos located in Ordesa and Tessó (average values \pm SD calculated every 2 m along the axis y). The linear fit (gray lines) is only indicative and shows a more gradual gradient for this variable in Tessó. The arrow points upslope.]

nes potenciales (p. ej. edad estimada = $a \cdot$ (altura)^b; $a = 19,23$, $b = 0,41$, $r^2 = 0,79$, $n = 167$, $p < 0,001$).

De forma similar, se describe la variación (media y varianza) de la altura de los individuos

vivos para dos escalas espaciales (cada 6 y 10 m) y a lo largo de la pendiente para ambos ecotonos (fig. 11). En Ordesa, de nuevo aparecen grandes diferencias de variación entre las zonas superior e inferior del ecotono (heterogeneidad de media

y varianza o falta de estacionaridad), siendo mayor al aproximarnos al límite del bosque (fig. 11). En el caso del ecotono situado en el Tessó, el aumento de media y varianza es siempre más gradual que en Ordesa, donde, al descender, se pasa de alturas muy bajas (individuos arbustivos tipo *krummholz*) a alturas medias próximas a los 10 m. En ambos casos, al ampliar la escala

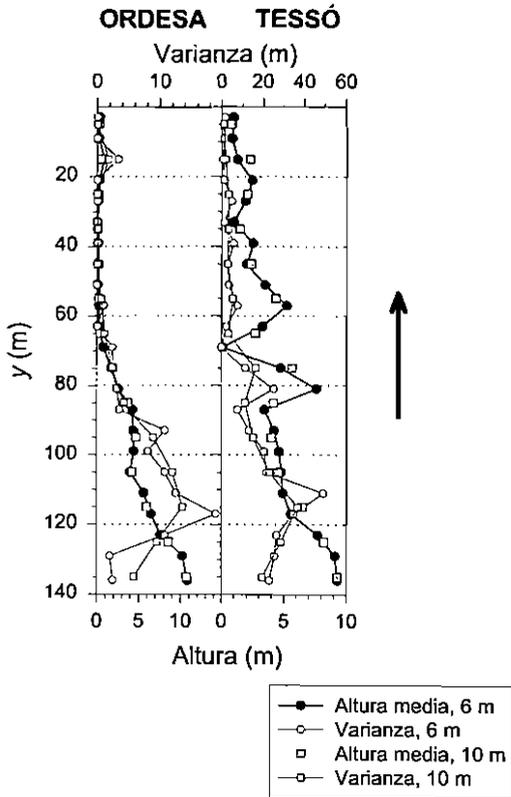


Fig. 11. Variación (media —símbolos rellenos— y varianza —símbolos vacíos—) de la altura de los individuos vivos de *P. uncinata* a lo largo del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos de Ordesa y Tessó. Se representan la media y varianza calculadas siguiendo el eje paralelo a la pendiente (y) cada 6 m (círculos) y 10 m (cuadrados). Obsérvese que la escala de la varianza de las alturas es mayor para el Tessó. La flecha apunta pendiente arriba. [Variation (means —filled symbols— and variances —empty symbols—) of the height of living *P. uncinata* individuals across the subalpine forest-alpine pasture ecotones in Ordesa and Tessó. The means and variances were calculated every 6 m (circles) and 10 m (squares) following the axis parallel to the slope (y). Note the greater scale for the variance of heights of the Tessó ecotone. The arrow points upslope.]

espacial de 6 a 10 m (y por tanto el tamaño de la muestra), disminuye la variación, que, en general, es mayor para el Tessó a lo largo del ecotono (fig. 11). La media y varianza de las alturas estaban correlacionadas significativamente ($p < 0,001$) y obtuvimos coeficientes de correlación más altos para el ecotono de Tessó que para el de Ordesa, tanto los calculadas a 6 m ($n = 23$; Tessó, $r_s = 0,91$; Ordesa, $r_s = 0,82$) como a 10 m ($n = 14$; Tessó, $r_s = 0,91$; Ordesa, $r_s = 0,90$).

Para la altura del tronco de los árboles, el correlograma fue globalmente significativo ($p < 0,05$) y describió un claro gradiente (fig. 12. B.). Los gradientes se caracterizan por la existencia de valores similares de la variable estudiada para árboles vecinos pero valores muy dispares para árboles distantes, tal como se observa al cartografiar la variación gradual de las alturas a lo largo del ecotono (figs. 11 y 12. A.). Hallamos un tamaño medio de influencia (grupo de árboles de altura similar) de ~66 m de radio (punto donde el correlograma corta el eje de autocorrelación nula y acaba la autocorrelación positiva).

Una variación espacial (o temporal) puede teóricamente descomponerse en, al menos, tres componentes independientes que podrían denominarse variación a gran escala, variación a pequeña escala y error. Para quitar la evidente variación a gran escala de los datos de altura, es decir la tendencia de menor altura de los individuos vivos ascendiendo a lo largo del ecotono, que podría encubrir cambios espaciales a menor escala, utilizamos funciones cuadráticas sencillas basadas en la relación entre la altura y la posición de los individuos vivos a lo largo del eje paralelo a la pendiente (y). La función cuadrática ($\text{altura} = a + b \cdot y + c \cdot y^2$) explicó adecuadamente la variación de los datos de altura ($a = 1,31$, $b = 0,01$, $c = 0,0004$, $r^2 = 0,32$, $p < 0,001$, $n = 197$), aunque no tan bien como en el ecotono de Ordesa ($a = 1,25$, $b = -0,08$, $c = 0,001$, $r^2 = 0,76$, $p < 0,001$, $n = 636$). En Ordesa pasábamos de una zona muy densa con individuos bajos (*krummholz*) por encima del límite del árbol a individuos intermedios y, finalmente, individuos altos de porte cónico próximos al límite del bosque o dentro del bosque (fig. 11).

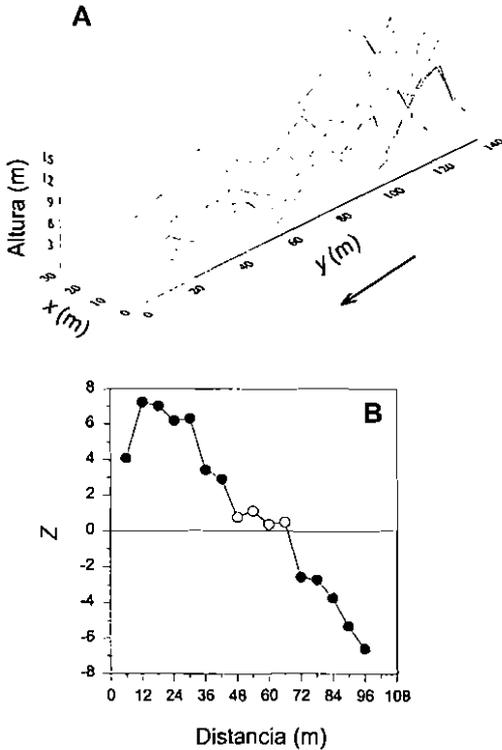


Fig. 12. Resultados del análisis del patrón de superficies para la altura máxima del tronco de los individuos vivos de *P. uncinata* del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos situado en el Tessó. A. Superficie interpolada a los valores de alturas usando kriging basado en un semivariograma lineal omnidireccional. La flecha negra apunta hacia zonas de mayor altitud. Los ejes de la parcela son paralelos (y) y perpendiculares (x) a la pendiente, respectivamente. B. Correlograma espacial de Moran (Z, índice I de Moran normalizado), calculado en todas las direcciones, mostrando la existencia de un gradiente para los datos de altura. El correlograma es globalmente significativo ($p < 0,05$) tras la corrección de Bonferroni. Los valores significativos ($p < 0,01$) de autocorrelación son los puntos negros. [Surface pattern analysis for the maximum stem height of living *P. uncinata* individuals in the subalpine forest-alpine pasture ecotone of Tessó. A. Surface interpolated to the height values using kriging based on an omnidirectional linear semivariogram. The arrow points upslope. The plot axes are parallel (y) and perpendicular (x) to the slope, respectively. B. Omnidirectional Moran spatial correlogram (Z, I Moran index normalized) showing a gradient for the height data. The correlogram was globally significant ($p < 0.05$) after Bonferroni correction. The significant ($p < 0.01$) autocorrelation values are shown as black points.]

Al analizar la estructura espacial de los residuos de la altura, una vez quitada la tendencia a gran

escala con una función cuadrática, se obtiene un correlograma globalmente no significativo ($p > 0,05$) en el que ningún valor de autocorrelación fue significativo ($p > 0,05$) y cuya forma no muestra estructura alguna (fig. 13. B.). El mapa de la variación de los residuos confirma este resultado (fig. 13. A.). Por lo tanto, la variación de la altura de los individuos se reduce a una variación gradual a gran escala en la que predominan los cambios de altura media a lo largo del ecotono más que los de la varianza de la altura (figs. 11, 12 y 13).

La parcela del Tessó se subdividió en dos subáreas iguales a lo largo de la pendiente (y = 0-70 m, pastos y límite arbóreo; y = 71-140 m, límite del bosque y bosque), en las que la variación de medias y varianzas no violara la supuesta estacionaridad, para analizar el patrón de superficies de los datos de altura en ambas subáreas por separado. Las alturas de las subáreas superior (y = 0-70 m) e inferior (y = 71-140 m) produjeron correlogramas significativos ($p < 0,05$) que describían a estructuras en gradiente con radios medios de influencia de ~15 m y ~30 m, respectivamente (no mostrados). Ambos resultados recogen la variación de altura correspondiente al tamaño medio de las manchas de altura similar en cada subárea inmersas en el gradiente a gran escala antes descrito (figs. 11 y 12).

Los correlogramas espaciales de Moran, calculados en todas las direcciones y en clases de 6 m (todos globalmente significativos, $p < 0,05$), mostraron también claros gradientes para las variables: Db, Dbh (no mostrado) y número de cohortes de acículas (fig. 14). Todas estas variables están correlacionadas con la altura de los árboles y muestran variaciones espaciales similares. El caso de las cohortes de acículas muestra una estructura en manchas de ~15 m superpuesta al gradiente (figs. 10 y 14) y, como el diámetro basal, presenta un radio medio de influencia de 48 m (fig. 14). Sólo el número de internodos en el tronco (edad estimada) produjo correlogramas que indicaban cierta agregación o la existencia de grupos o manchas (*patches*) de distinta edad y de unos ~15 de radio. Un tamaño similar al de las manchas de cohortes de acículas ya que ambas variables están correlacionadas.

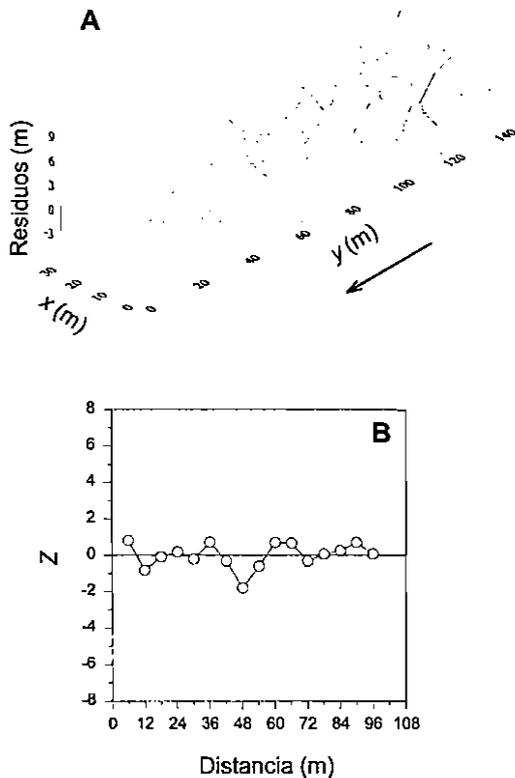


Fig. 13. Resultados del análisis del patrón de superficies para los residuos de la altura máxima de los individuos, vivos de *P. uncinata*, tras quitar la tendencia a gran escala mediante una función cuadrática (altura = $a + b \cdot y + c \cdot y^2$; y es el eje paralelo a la pendiente, $a = 1,31$, $b = 0,01$, $c = 0,0004$, $r^2 = 0,32$, $p < 0,001$, $n = 197$). A. Superficie interpolada a los valores de los residuos de alturas usando *kriging* basado en un semivariograma lineal omnidireccional. B. Correlograma espacial de Moran (Z , índice I de Moran normalizado), calculado en todas las direcciones, mostrando la inexistencia de estructura espacial alguna. El correlograma no fue globalmente significativo ($p > 0,05$), según la corrección de Bonferroni, ya que ningún índice de autocorrelación fue individualmente significativo ($p > 0,05$). Símbolos como en la fig. 12. [Surface pattern analysis for the residuals of the maximum stem height of living *P. uncinata* individuals, after taking out the long-scale trend through a quadratic function (height = $a + b \cdot y + c \cdot y^2$; y is the axis parallel to the slope, $a = 1.31$, $b = 0.01$, $c = 0.0004$, $r^2 = 0.32$, $p < 0.001$, $n = 197$). A. Surface interpolated to the height residuals using *kriging* based on an omnidirectional linear semivariogram. B. Omnidirectional Moran spatial correlogram (Z , I Moran index normalized) showing no spatial structure for the residuals of height data. The correlogram was not globally significant ($p > 0.05$) after Bonferroni correction because no autocorrelation index was individually significant ($p > 0.05$). Symbols as in fig. 12.]

Detección y descripción de fronteras en el ecotono

Usando como variable la densidad de *P. uncinata* en el ecotono, sólo los vástagos (S) formaron una frontera (grupo de elementos de frontera –BEs– contiguos) alargada, paralela a la pendiente, y situada en la zona baja de la parcela, cerca del bosque (90 m, fig. 15). El resto de grupos forman *singletons* (BEs aislados) o *subgraphs* (grupos de pocos BEs contiguos) que se sitúan en forma de gradiente, apareciendo abajo los debidos a los adultos (A) y arriba los producidos por plántulas (SE). Esta misma tendencia se observa usando las variables estructurales de los árboles (Db, Dbh, altura, radios de las copas, número máximo de cohortes de acículas vivas; sólo Db para los muertos, D; fig. 15). Varios *subgraphs*, en el caso de las variables estructurales, tienen formas alargadas y paralelas a la pendiente que indican cambios estructurales de los árboles en la dirección perpendicular a la pendiente (p , ej, para los vástagos, S, fig. 15). También la edad genera grupos pequeños de BEs contiguos aunque no alargados (p , ej, para los adultos, A, y las plántulas, SE, fig. 15). Respecto al solapamiento espacial de fronteras de distintos tipos para cada clase de individuos, sólo los vástagos (S, estructura + edad, parte superior de la parcela) y los jóvenes (P, densidad + estructura + edad, parte media superior de la parcela) formaron pequeños *subgraphs* que no dieron lugar a fronteras grandes ni consistentes (fig. 15).

Sustratos, cobertura y diversidad del sotobosque

Un total de 25 especies de vegetales (herbáceas, arbustos y árboles) fueron identificadas dentro de la parcela. El ecotono está formado mayoritariamente por *P. uncinata* pero encontramos un individuo pequeño (posición en la parcela (x, y) = (24, 66), altura = 1,1 m) de *Betula pubescens* dentro de la parcela. Entre las especies arbustivas destaca *R. ferrugineum* y la presencia de nueve individuos de *Juniperus communis* subsp. *alpina* (densidad estimada 21 individuos \cdot ha $^{-1}$). La mayoría de los contactos de los transectos fueron sobre materia orgánica (24,22%) y, en orden

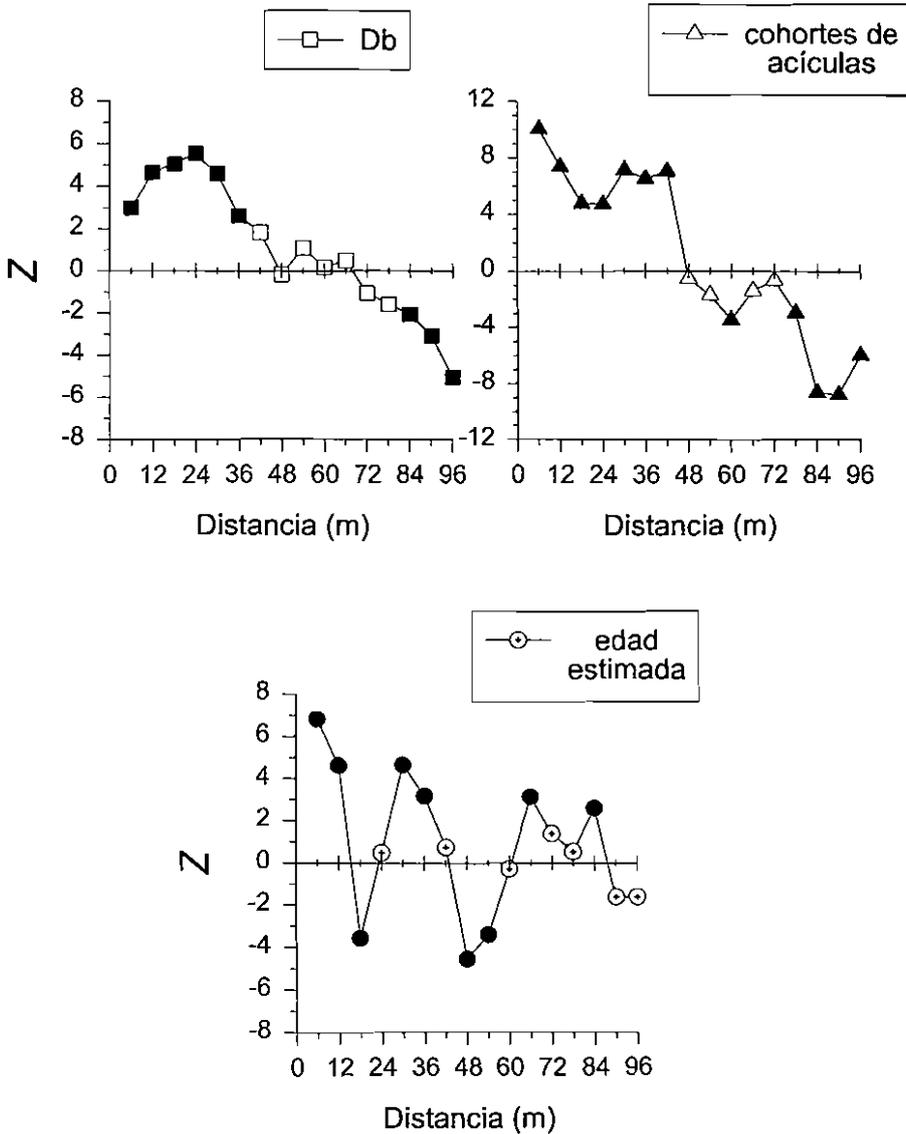


Fig. 14. Correlogramas espaciales de Moran (Z , índice I de Moran normalizado), calculados en todas las direcciones, para las siguientes variables de los individuos vivos de *P. uncinata* en el ecotono boque subalpino-pastos alpinos situado en el Tessó: Diámetro en la base (Db), número máximo de cohortes de acículas vivas y número de verticilos en el tronco (edad estimada, excluyendo los individuos muy grandes o adultos dada la incertidumbre de la estimación para esta clase de individuos). Los correlogramas son globalmente significativos ($p < 0,05$) tras la corrección de Bonferroni y muestran diversas estructuras espaciales: gradiente (Db), manchas (edad estimada) y una combinación de ambas (cohortes de acículas). Los valores significativos ($p < 0,05$) son los símbolos negros. [Omnidirectional Moran spatial correlograms (Z , I Moran index normalized) for the next variables of living *P. uncinata* individuals in the subalpine forest-alpine pasture ecotone located in Tessó: basal diameter (Db), maximum number of cohorts of living needles and number of whorls in the stem (estimated age, excluding those very big individuals or adults because of the uncertainty of the estimation for this class of individuals). Correlograms are globally significant ($p < 0.05$) after Bonferroni correction and show several structures: gradient (Db), patches (estimated age) and a combination of both (needle cohorts). The significant ($p < 0.05$) autocorrelation values are shown as black points.]

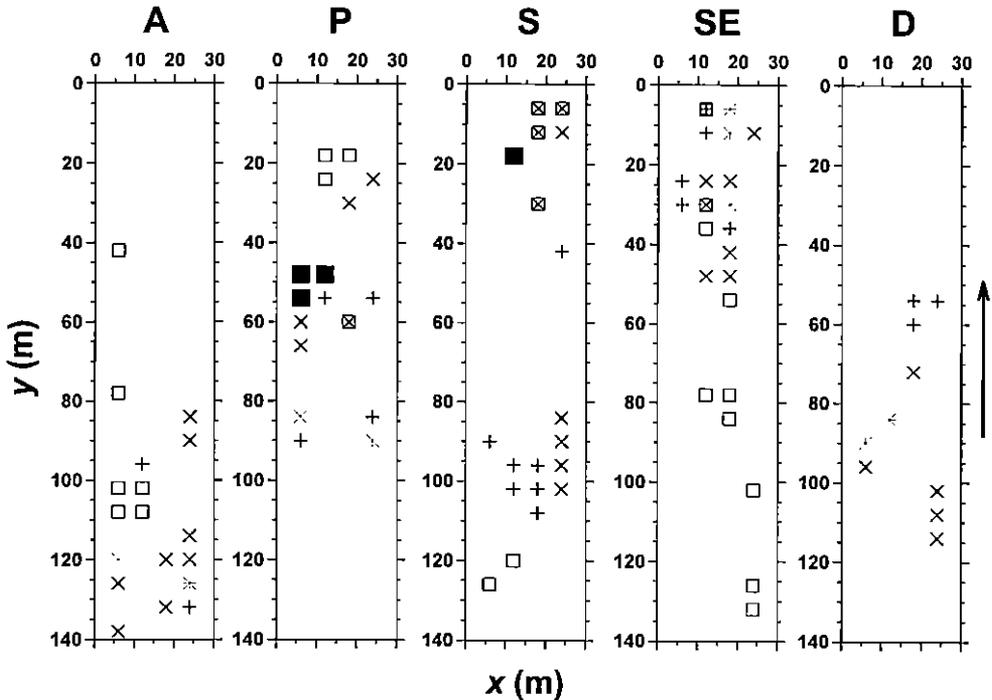


Fig. 15. Situación espacial de los elementos de frontera (BEs) –10% de las tasas de cambio máximas– significativos ($p < 0,01$) localizados en el ecotono pastos alpinos-bosque situado en el Tessó para las distintas clases de individuos de *P. uncinata* (abreviaturas como en la fig. 5). Se calcularon los elementos de frontera para tres grupos de variables: densidad (cruces), variables estructurales combinadas –Db, Dbh, altura, radios de las copas, número máximo de cohortes de acículas– (aspas) y edad estimada o número de internodos en el tronco –sólo para los individuos vivos– (cuadrados vacíos). Los distintos símbolos son los elementos de frontera significativos para cada tipo de variables (cruz, aspa o cuadrado) o para sus combinaciones si dos tipos de elementos de frontera tienen posiciones solapadas. Por ejemplo, un elemento de frontera de densidad solapado sobre otro estructural equivale a una cruz superpuesta sobre una aspa, o sea un asterisco. Los cuadrados negros muestran la localización para los elementos de frontera de los tres tipos (densidad + estructura + edad) superpuestos para una determinada clase de individuo (p. ej. los tres elementos de frontera contiguos de los jóvenes, P). Las fronteras se consideran conjuntos de elementos de frontera contiguos que agrupen > 75% (porcentaje arbitrario) de todos los elementos de fronteras para cada tipo de variables. Los rectángulos representan la parcela y la flecha lateral apunta pendiente arriba. [Spatial situation of significant ($p < 0.01$) boundary elements (BEs) –10% of highest rates of change– located in the subalpine forest-alpine pasture ecotone in Tessó for the different classes of individuals (abbreviations as in fig. 5). The boundary elements were obtained for three groups of variables: density (crosses), combined structural variables –Db, Dbh, height, crown radii, maximum number of needle cohorts– (sail symbol) and estimated age or number of whorls in the stem –only for living individuals– (empty squares). The different symbols correspond to significant boundary elements for each group of variables (cross, sail or square) or for their combinations if two types of boundary elements show overlapped positions. For example, a density boundary element overlapping on other structural boundary element is equivalent to a cross superimposed on a sail, i. e. an asterisk. The black squares show the location of overlapping boundary elements for the three types of variables (density + structure + age) superimposed for a given class of individuals (e. g. the three contiguous boundary elements of poles, P). Boundaries are considered as groups of contiguous boundary elements grouping > 75% (arbitrary percentage) of all boundary elements for each type of variables. The rectangle is the plot in each case and the lateral arrow points upslope.]

decreciente: *R. ferrugineum* (20,57%), *V. myrtilus* (15,82%) y *F. gautieri* (12,13%), *P. uncinata* (8,65%), *D. octopetala* (4,88%), musgo (4,22%), suelo desnudo (1,84%), *Helictotrichon sedenense* (1,56%), *Lotus corniculatus* (1,48%), *Carex sem-*

pervirens (1,27%), roca (0,82%) y el resto de sustratos y coberturas menos importantes (<0,50% de cobertura cada uno de ellos, p. ej. *J. communis*), que forman el 63,63% del número total de sustratos y especies vegetales del soto-

bosque ($n = 33$) encontrados. Para estudiar la distribución rango-abundancia, separamos los contactos debidos a tipos de sustrato (que incluían: rocas, gravilla, materia orgánica, suelo desnudo, musgo, líquenes y heces; constituyendo un 31,35% del total de contactos) de aquellos exclusivamente debidos a especies vegetales identificadas (el restante 68,65%), que fueron seleccionados. La distribución rango (orden de

importancia decreciente)-abundancia (cobertura en porcentaje) de las coberturas de las especies vegetales del ecotono (fig. 16), puede describirse mediante una función logarítmica (cobertura (%) = $a - b \cdot \ln(\text{orden o rango})$, $a = 24,42$, $b = 8,80$, $r^2 = 0,83$, $p < 0,001$, $n = 25$).

Las coberturas de materia orgánica, *V. myrtilus* y *R. ferrugineum* aumentaban descendiendo hacia

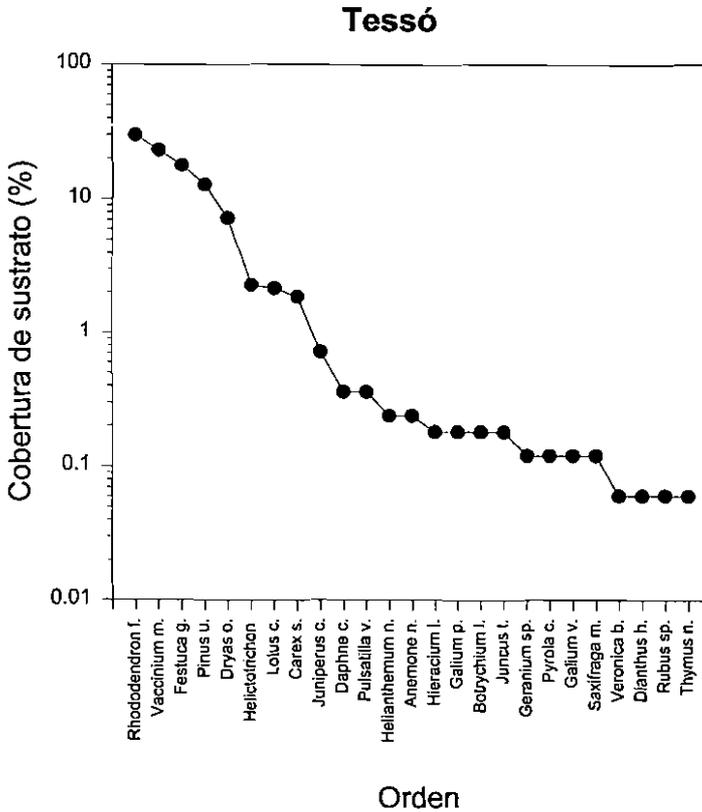


Fig. 16. Diagrama rango-abundancia de las coberturas (porcentaje, escala logarítmica) de especies vegetales del sorobosque, localizadas en el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos situado en el Tessó. Abreviaturas de plantas no descritas en el texto: *Daphne c.*, *Daphne cneorum*; *Pulsatilla v.*, *Pulsatilla vernalis*; *Helianthemum n.*, *Helianthemum nummularium*; *Anemone n.*, *Anemone narcissiflora*; *Hieracium l.*, *Hieracium lactucella*; *Galium p.*, *Galium pumilum*; *Botrychium l.*, *Botrychium lunaria*; *Juncus t.*, *Juncus trifidus*; *Geranium sp.*; *Pyrola c.*, *Pyrola clorantha*; *Galium v.*, *Galium verum*; *Saxifraga m.*, *Saxifraga moschata*; *Veronica b.*, *Veronica bellidioides*; *Dianthus h.*, *Dianthus hyssopifolius*; *Rubus sp.*; y *Thymus n.*, *Thymus nervosus*. El resto de especies aparecen citadas en los Resultados. [Range-abundance diagram of cover (percentage, logarithmic scale) for understory plant species of the subalpine forest-alpine pasture ecotone located in Tessó. Abbreviations of plants not described in the text: *Daphne c.*, *Daphne cneorum*; *Pulsatilla v.*, *Pulsatilla vernalis*; *Helianthemum n.*, *Helianthemum nummularium*; *Anemone n.*, *Anemone narcissiflora*; *Hieracium l.*, *Hieracium lactucella*; *Galium p.*, *Galium pumilum*; *Botrychium l.*, *Botrychium lunaria*; *Juncus t.*, *Juncus trifidus*; *Geranium sp.*; *Pyrola c.*, *Pyrola clorantha*; *Galium v.*, *Galium verum*; *Saxifraga m.*, *Saxifraga moschata*; *Veronica b.*, *Veronica bellidioides*; *Dianthus h.*, *Dianthus hyssopifolius*; *Rubus sp.*; y *Thymus n.*, *Thymus nervosus*. The rest of species appear in Resultados.]

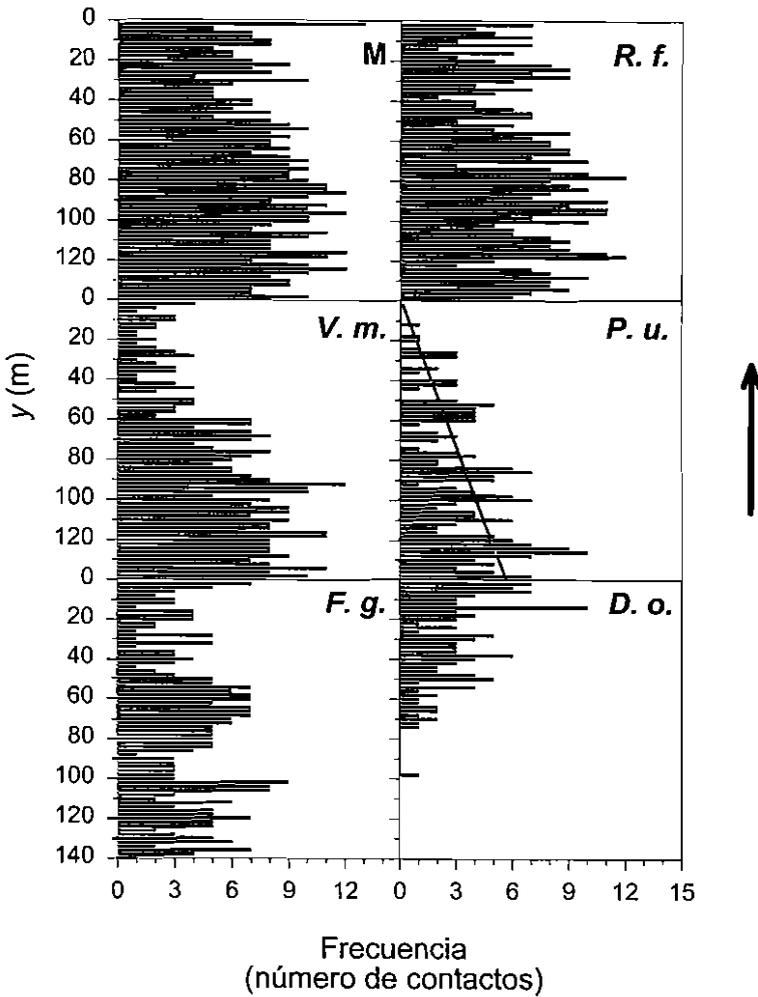


Fig. 17. Coberturas (número de contactos agrupados cada 2 m en transectos a lo largo de la máxima pendiente, eje y de la parcela) de los sustratos (materia orgánica, M) y vegetación (*R. f.*, *R. ferrugineum*; *V. m.*, *V. myrtilus*; *P. u.*, *P. uncinata*; *F. g.*, *F. gautieri*; y *D. o.*, *D. octopetala.*) más abundantes. Se muestra la función lineal que describe el aumento de cobertura de *P. uncinata* al descender en altitud (línea gris, ver *Resultados*). No se representan aquellos elementos menos importantes (coberturas inferiores al 5%). La flecha apunta pendiente arriba. [Cover (number of contacts every 2 m along transects parallel to the maximum slope, plot axis y) of the more abundant substrates (organic matter, M) and plant species (*R. f.*, *R. ferrugineum*; *V. m.*, *V. myrtilus*; *P. u.*, *P. uncinata*; *F. g.*, *F. gautieri*; y *D. o.*, *D. octopetala.*). The linear function describes the increase of *P. uncinata* cover for lower elevation (gray line, see *Resultados*). Those elements less important (cover values less than 5%) are not shown. The arrow points upslope.]

el límite del bosque a la vez que disminuía la presencia de plántulas y crecía la presencia de pinos grandes (adultos y jóvenes) (figs. 5 y 17). La cobertura de *F. gautieri* dominaba en las zonas media e inferior de la parcela (fig. 17). Dentro de los sustratos y plantas menos importantes

(cada uno con < 5% del total de cobertura, no mostrados), el musgo abundaba al acercarnos al bosque, pero sustratos tipo suelo desnudo y roca (piedras decimétricas) y varias plantas (*C. sempervirens*, *L. corniculatus*) dominaban más en los pastos y la parte superior del ecotono. Respecto a las

relaciones entre regeneración y sustrato o sotobosque, el 71% de las plántulas aparecieron sobre el denso tapiz de *D. octopetala* que recubría la parte superior de la parcela (figs. 5 y 17), mientras el 74% de todas ellas crecían sobre sustratos formados por materia orgánica y tierra fina. En el caso de aparecer en la zona de dominancia de *R. ferrugineum* ($y = 40-140$ m, fig. 17), las plántulas allí encontradas crecían en los claros de las densas matas de *R. ferrugineum*.

Una sencilla función lineal (línea gris, fig. 17) describió bien el aumento de cobertura de *P. uncinata* al descender por el ecotono de forma paralela al eje y de la parcela (cobertura de *P. uncinata* = $a + b \cdot y$ (posición a lo largo de la pendiente), $a = 0,02$, $b = 0,04$, $r^2 = 0,45$, $p < 0,001$, $n = 70$). A lo largo de la pendiente (eje y , datos cada 2 m), la correlación entre el número total de individuos vivos de *P. uncinata* y su cobertura no fue significativa ($r_s = 0,19$, $p = 0,11$, $n = 70$) (figs. 5 y 17).

La diversidad y el número total de plantas herbáceas y arbustivas era mayor en la mitad superior del ecotono, próxima al límite arbóreo, que en la mitad inferior, cercana al bosque denso (fig. 18). El número de especies (S) de plantas disminuía a medida que descendíamos (y aumenta de 0 a 140 m), a través del ecotono, desde el límite arbóreo al del bosque ($S = 5,28 - 0,02 y$, $r_s = -0,52$, $r = 0,49$, $p < 0,001$, $n = 70$; línea gris en la fig. 18). Existe un descenso brusco del número de especies en torno a $y = 75$ m al descender por el ecotono (fig. 18). Este descenso en riqueza coincide con la casi total desaparición de *D. octopetala* y el aumento de las coberturas de *P. uncinata*, *R. ferrugineum* y *V. myrtillus* (fig. 17). Los espectros de diversidad fueron calculados para cada transecto paralelo a la pendiente y tomado cada 6 m a lo largo del eje corto de la parcela usando el índice de Shannon-Weaver (H , fig. 18). Los espectros fueron obtenidos teniendo en cuenta las especies de herbáceas y arbustos. Su cálculo se efectuó en los dos sentidos posibles a lo largo del ecotono, ascendente y descendente. Las diversidades máximas de sustratos y plantas rondaron los 3,3 bits punto⁻¹, siendo máximos para el espectro calculado descendiendo a lo largo del transecto

de la parcela próximo a un corredor de avalanchas dominado por pastos ($x = 30$ m, fig. 18). Además, se aprecia un aumento general de la diversidad al acercarnos a la banda próxima a esta parte de la parcela ($x = 30$ m), que presentó el máximo número de especies del sotobosque de todos los transectos ($S = 16$), frente al mínimo localizado en el lado opuesto ($x = 0$ m) vecino a un arroyo pedregoso ($S = 12$). La diversidad aumenta gradualmente al ascender, produciendo espectros diagonales, a medida que la densidad de árboles disminuye y aparecen nuevas herbáceas en los pastos (fig. 18). Sin embargo, la concentración de especies en la zona superior del ecotono da lugar a espectros rectangulares con un aumento de diversidad brusco en los primeros 20 m del transecto, estabilizándose o decreciendo la diversidad al descender (fig. 18). Al ascender disminuye la dominancia de ciertas especies abundantes cerca del bosque (*R. ferrugineum*, *V. myrtillus*) y aumenta la presencia de *D. octopetala* y otras especies de los pastos, lo que coincide con el aumento de diversidad (figs 17 y 18). Los espectros de diversidad calculados descendiendo y usando el índice de Margalef (no mostrados) indicaron varias zonas de cambios y aparición de nuevos sustratos o especies ($y = 10-20$ m, $y = 60-80$ m) coincidentes con «escalones» o cambios en los espectros obtenidos con el índice de Shannon-Weaver (H).

Los espectros de los distintos transectos no se solapan perfectamente revelando la heterogeneidad espacial de la vegetación herbácea a lo largo del eje perpendicular de la pendiente. Se observa cierto aumento de diversidad en el límite del bosque para los espectros calculados en sentido ascendente (fig. 18). Los espectros calculados descendiendo muestran un comportamiento menos variable en cuanto a los valores de diversidad a lo largo del ecotono que aquellos obtenidos ascendiendo. Sin embargo, los transectos calculados ascendiendo eran en general más parecidos entre sí tal como indican los valores máximos de correlación más elevados entre ellos (valor máximo de correlación entre los transectos para $x = 6$ y 18 m, $r_s = 0,93$, $p < 0,001$, $n = 140$) respecto a los obtenidos para los transectos descendentes (transectos a $x = 18$ y 24 m, $r_s = 0,86$, $p < 0,001$, $n = 140$).

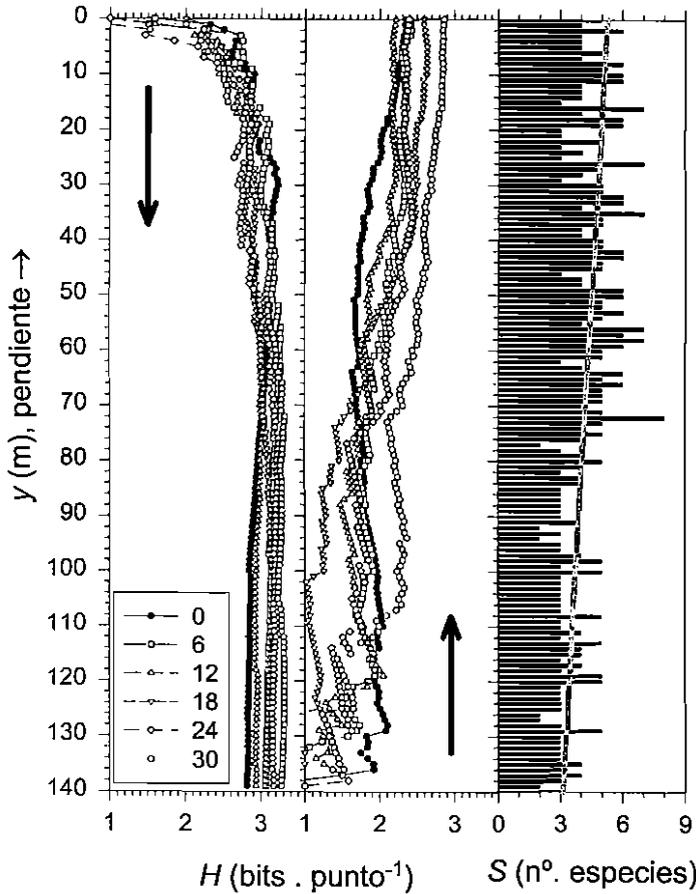


Fig. 18. Espectros de diversidad de la vegetación herbácea y arbustiva (índice de Shannon-Weaver, H), calculados descendiendo (0 \rightarrow 140 m, flecha gris apuntando hacia abajo) y ascendiendo (0 \leftarrow 140 m, gráfico central, flecha gris apuntando hacia arriba) a lo largo de la pendiente (eje y). Los espectros fueron calculados para transectos paralelos a la pendiente situados cada 6 m (0, 6, 12, 18, 24 y 30 m) a lo largo del eje perpendicular (x) a la pendiente (leyenda y distintos tipos de símbolos). La figura de barras muestra el número de especies de plantas cada 2 m en todos los transectos juntos y la función lineal (línea gris) destaca la disminución en el número de especies (S) al descender y acercarnos al bosque (ver *Resultados*). [Diversity spectra of herbs and shrubs (Shannon-Weaver index, H) calculated descending (0 \rightarrow 140 m, gray arrow pointing down) and ascending (0 \leftarrow 140 m, central figure, gray arrow pointing up) along the slope (axis y). The spectra were calculated for transects parallel to the slope and located every 6 m (0, 6, 12, 18, 24 and 30 m) along the axis perpendicular (x) to the slope (see legend and types of symbols). The bars figure shows the number of plant species every 2 m for all transects combined and the linear function (gray line) emphasizes the decrease of the number of plant species (S) going downslope and approaching the forest (see *Resultados*).]

Ordenación y segregación espacial de clases de individuos de *P. uncinata*

Sólo la variable posición a lo largo del ecotono (y, y^2) fue significativa ($p \leq 0,05$) en el DCCA al usar como variables abióticas los tipos de sustrato y las coordenadas espaciales de los 115

cuadrados en que subdividimos la parcela (fig. 19). Por lo tanto, necesitaríamos medir nuevas variables ambientales para explicar la distribución, tamaño y edad de las distintas clases de individuos de *P. uncinata*, así como la cobertura de herbáceas y arbustivas. El eje I está determinado claramente por la posición a lo largo del

ecotono (y , y^2 ; ambas variables se representan superpuestas dada la proximidad de sus vectores) (fig. 19). Sin embargo, el gradiente de situación de los cuadrados de 6 m x 6 m en que subdividimos la parcela no fue tan nítido como en otros ecotonos estudiados (p. ej. Ordesa, CAMARERO & GUTIÉRREZ, datos no publicados). El eje I separa las clases de individuos y las coberturas de vegetación en el mismo orden que describimos previamente: en la zona inferior del ecotono (dentro del bosque o en su límite) abundan adultos (A) y vástagos (S) y

predominan en el sotobosque *R. ferrugineum*, *V. myrtilus* y *F. gautieri*; mientras que en el límite del árbol y los pastos, aparecen asociados plántulas (SE) y *D. octopetala* (figs. 5, 17 y 19). El eje II estaba relacionado positivamente con individuos pequeños (S, SE) separándolos de los grandes (A, P), por lo que podría ser un gradiente de tamaño de los individuos de *P. uncinata* (fig. 19). Los árboles muertos (D) aparecerán en zonas intermedias del ecotono y localizados entre individuos grandes y pequeños (figs. 5 y 19).

Tessó

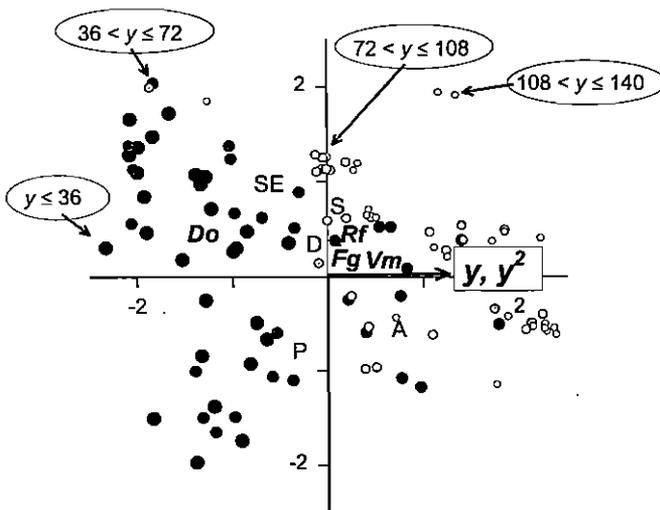


Fig. 19. Diagrama de ordenación basado en un DCCA (Análisis Canónico de Correspondencias sin tendencia) en el que se muestran: el vector (flecha negra) de la única variable abiótica significativa ($p \leq 0,05$), la posición a lo largo de la pendiente o altitud $-y, y^2$, respecto de los ejes principales I (horizontal) y II (vertical); la posición media de las variables bióticas de densidad, estructura y edad estimada de las distintas clases de árboles en el diagrama (A - adultos, P - jóvenes, S - vástagos, SE - plántulas, y D - muertos) y la posición de los 115 cuadrados de 6 m x 6 m (círculos de diferente tamaño y en distinta intensidad de negro o gris, señalados con flechas grises) en que subdividimos la parcela de acuerdo a la ordenación (agrupados en bandas de 36 m descendiendo por el eje y y señaladas en el gráfico, p. ej. $y \leq 36$, etc.). También se indica la posición de otras variable bióticas referidas al sotobosque (en cursiva y negrita), las coberturas de: *D. octopetala* (Do), *R. ferrugineum* (Rf), *F. gautieri* (Fg) y *V. myrtilus* (Vm). [Ordination diagram based on a DCCA (Detrended Canonical Correspondence Analysis), showing: the vector (black arrow) of the only abiotic significant variable ($p \leq 0.05$), the position along the slope or elevation $-y, y^2$, respect the ordination axes I (horizontal) and II (vertical); the mean position of the biotic variables of density, structure and estimated age for the different classes of individual (A - adults, P - poles, S - saplings, SE - seedlings, and D - dead individuals), and the position of the 115 6 m x 6 m quadrats (circles of different size and gray intensity, signaled by gray arrows) that formed the plot (the quadrats are grouped in 36 m bands descending along the axis y and signaled in the figure, e. g. $y \leq 36$, etc.). The position of other biotic variables of the understory cover (italic and bold letters) in the ordination space is also shown, specifically the cover values of: *D. octopetala* (Do), *R. ferrugineum* (Rf), *F. gautieri* (Fg) and *V. myrtilus* (Vm).]

DISCUSIÓN

El límite del bosque estudiado en el Tessó se encuentra a menor altitud (~2350 m) que el límite del bosque potencial, que se situaría en torno a los 2500-2550 m s.n.m., si seguimos el criterio bioclimático basado en la posición altitudinal de la isoterma de 10 °C para las temperaturas medias del mes más cálido (TUHKANEN, 1980). Este hecho puede explicarse en parte por el efecto de perturbaciones locales en esta montaña, como las habituales avalanchas de nieve ya que esta ladera tiene un riesgo alto de aludes (FURDADA, 1996). Esta isoterma no es estática a lo largo del tiempo (las altitudes estimadas para dicha isoterma considerando los periodos 1955-70 y 1971-92 fueron ~2470 m y ~2600 m, respectivamente), y no siempre coincide geográficamente con la situación de los límites del bosque (p. ej. los límites perturbados localmente o los situados en zonas con inversiones térmicas están a menor altitud que la isoterma de 10° C; véase KÖRNER, 1998). Por estas razones, sólo puede considerarse una aproximación bioclimática, que carece de mecanismos ecológicos claros que expliquen su posición adecuadamente (TUHKANEN, 1980). Recientemente, se ha destacado la importancia de la temperatura del suelo sobre el crecimiento de las raíces y la delimitación de la forma arbórea (KÖRNER, 1998). Esta última hipótesis considera a la forma de crecimiento árbol adecuada para crecer verticalmente y captar luz, lo que, en el límite del bosque, conlleva el acoplamiento térmico con las temperaturas más bajas por encima de la capa de nieve y el enfriamiento del suelo debido a la copa del árbol que impide el calentamiento por radiación (ejemplo de retroalimentación negativa). Sería necesaria la integración de antiguas y nuevas investigaciones ecofisiológicas (TRANQUILLINI, 1979; HADLEY & SMITH, 1986; KÖRNER, 1998) junto a enfoques demográficos (KULLMAN, 1979; PAYETTE & FILION, 1985; LLOYD, 1996) para explicar satisfactoriamente la situación del límite del bosque.

Este ecotono muestra cierta complejidad espacial y, a diferencia de otros (p. ej. Ordesa), no muestra distribuciones claras de las clases de individuos de *P. uncinata* a lo largo del ecotono.

Esto explica las pocas correlaciones significativas obtenidas entre las densidades de clases de individuos, debido a que, al ascender, no aparecen individuos de *P. uncinata* cada vez más pequeños de forma secuencial (fig. 5). Destaca la separación entre plántulas y adultos que aparecen agregados. Las plántulas se concentran por encima del límite arbóreo y los adultos abundan en la proximidad del límite del bosque, respectivamente, en los extremos opuestos del ecotono (figs. 4, 5 y 9). Hemos puesto de manifiesto la existencia de subbandas alargadas paralelas a la máxima pendiente (eje y de la parcela) e incluidas en bandas mayores apreciables en fotografías aéreas (figs. 4, 6 y 7). Estos «corredores o bandas forestales» pueden considerarse el resultado de los efectos de aludes de nieve sobre el límite del bosque a distintas escalas: las subbandas aparecen a una escala menor comparable al tamaño de la parcela (0,5 ha \leq) y las bandas mayores se observan en una escala de paisaje (> 0,5 ha). Este es un ejemplo de retroalimentación positiva, ya que la nieve «limpia» con una frecuencia elevada estas zonas cóncavas y empinadas impidiendo la formación de bosque, cuya presencia prevendría el desencadenamiento de avalanchas (FURDADA, 1996).

Las distribuciones de diámetro a 1,3 m de altura y de altura para los individuos vivos indican una mortalidad constante y un reclutamiento continuo (fig. 8), aunque esta afirmación debe corroborarse con la estructura de edades (HETT & LOUCKS, 1976). Es una población demográficamente inestable, debido a la predominancia de individuos pequeños (SE + S), aunque no necesariamente jóvenes. Aunque no se indican en este trabajo (CAMARERO & GUTIÉRREZ, datos no publicados), los coeficientes de correlación al comparar diámetros basal y a 1,3 m de altura entre sí y con la altura de los árboles fueron menores para Ordesa que para el límite del bosque localizado en el Tessó debido a la abundancia de individuos arbustivos (*krummholz*) en el primer ecotono, los cuales no deberían incluirse en futuros análisis de correlación.

La variación espacial de la altura de los individuos vivos es gradual, como la de otras variables de tamaño (Db), y puede asimilarse a estructu-

ras espaciales descritas por DUTILLEUL & LEGENDRE (1993) como *gradientes verdaderos*, caracterizadas por la mayor importancia de la heterogeneidad de medias respecto a la de varianzas (figs. 11, 12 y 13). Este gradiente verdadero se caracteriza por una tendencia a gran escala debida a una variación gradual y monótona de la altura de los árboles a lo largo del ecotono. Según estos autores, la aparición de un gradiente verdadero se explica básicamente por el efecto de variables ambientales más que por autocorrelación espacial local o a pequeña escala (LEGENDRE, 1993). Es decir, en nuestro caso el gradiente altitudinal sigue la tendencia evidente de menor altura al ascender por el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos. Sin embargo, la disminución de varianza de las alturas de los árboles en ambos ecotonos, calculada para ambas escalas espaciales (6 y 10 m), indica la entrada a zonas donde la altura es más homogénea (fig. 11). Este descenso de la varianza señala con claridad el comienzo del bosque (valores de $y > 110-120$ m), en el que predominan árboles grandes de alturas similares que forman manchas de ~30 m de radio medio (figs 5, 11 y 12). Se ha hallado un gradiente falso caracterizado por la mayor importancia de la heterogeneidad de varianzas en un ecotono análogo en Ordesa, en el que los individuos arbustivos tipo *krummholz* caracterizaban bruscos cambios de altura de *P. uncinata* a lo largo del ecotono, en parte debidos a los fuertes vientos locales.

Las variables medidas para individuos vivos de *P. uncinata* pueden dividirse en tres grupos en cuanto al tipo de variación espacial que describen a lo largo del ecotono: existen variables estructurales (Db, Dbh, altura) que recogen la variación en gradiente o a gran escala (p. ej., los árboles son más pequeños al ascender) con un tamaño medio de influencia cercano a los 50 m, otras recogen variaciones a pequeña escala (edad estimada) o sea las manchas de árboles similares (grupos de edad similar de tamaño próximo a 15 m) y, finalmente, otras muestran ambos tipos de variación (cohortes de acículas), formando grupos o *patches* con valores similares de la variable considerada pero, a la vez, siguiendo una tendencia decreciente, de escala espacial mayor (> 15 m), al ascender (figs. 10, 12 y 14).

El tamaño de los individuos de *P. uncinata*, expresado por las variables estructurales (Db, Dbh, altura, etc.), está influido por las variables ambientales de forma distinta a la regeneración. El gradiente de tamaños al ascender estaría en concordancia con el aumento del estrés (disminución de la temperatura, aumento de la velocidad del viento). Sin embargo, la edad estimada de los individuos aparece a manchas (*patches*) (figs. 10 y 14), lo que indicaría pulsos de regeneración, posiblemente como consecuencia de periodos climáticos benignos durante varios años, favorables para el establecimiento de nuevos individuos. El número de cohortes de acículas vivas recoge ambos procesos, al estar situados en manchas los individuos de edad próxima pero, a la vez, siguiendo el gradiente de menor tamaño al ascender en altitud.

Dentro del ecotono, no aparecieron fronteras para ninguna clase de individuos de *P. uncinata* utilizando tres grupos de variables (densidad, variables estructurales y edad estimada) de forma aislada o superponiendo los elementos de fronteras (BEs) obtenidos para cada tipo de variables (fig. 15). Sí se generaron muchos BEs aislados y varios *subgraphs* (grupos de BEs contiguos) alargados, paralelos a la pendiente (p. ej. para las variables estructurales de los vástagos, S; fig. 15). Estas estructuras no forman fronteras propiamente dichas pero indican que existen cambios importantes perpendiculares a ellas y a la pendiente. Estos cambios enfatizan de nuevo el posible efecto modelador de los aludes para crear pasillos densos de *P. uncinata* y corredores con menos individuos vivos y/o con árboles más pequeños o más jóvenes. Existe una serie de estadísticos para cuantificar el solapamiento entre fronteras de distintas variables (FORTIN *et al.*, 1996), que pueden aplicarse en el futuro para detectar procesos subyacentes que generan y mantienen los elementos de frontera detectados para distintos tipos de variables relacionadas (FORTIN, 1992; 1997).

La forma del diagrama rango-abundancia y su ajuste a una función logarítmica permite considerarlo próximo a una serie logarítmica (fig. 16), en la que abundarían especies poco representadas debido al efecto predominante de

algún factor ambiental sobre la comunidad (MAGURRAN, 1989). Este factor puede ser climático ya que el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos se sitúa en un ambiente estresante con bajas temperaturas, un corto período vegetativo, fuertes vientos y frecuentes e intensas nevadas (TRANQUILLINI, 1979). De nuevo reaparece la heterogeneidad espacial también en la riqueza y diversidad de herbáceas. Existen mayores valores de ambas variables en la zona de pastos alpinos cercana al límite del árbol (parte más elevada del ecotono, fig. 18). La ordenación separa claramente la zona de pastos por encima del límite del árbol, donde predominan las plántulas (SE) y *D. octopetala* frente a la abundancia de individuos grandes (adultos, A) y vástagos (S) cerca del bosque, en la zona inferior, junto a densas matas de *R. ferrugineum* acompañadas por *V. myrtilus* y *F. gautieri* (figs. 5, 17 y 19).

Estos resultados coinciden plenamente con otros estudios. Las plántulas heliófilas de *P. uncinata* sólo consiguieron establecerse cerca del límite del bosque en los claros de las compactas matas de *R. ferrugineum*. PORNON & DOCHE (1995) describen cómo *R. ferrugineum* forma densas matas, de altura media en torno a 0,5 m, capaces de impedir el establecimiento de otras plantas. Un ejemplo similar se ha descrito para *Arctostaphylos uva-ursi*, capaz también de colonizar suelos erosionados y formar densas matas (BAUDIÈRE & FROMARD, 1988).

Los resultados aquí descritos concuerdan con los factores favorables para la regeneración de *P. uncinata* descritos por PUIG (1982) en los Pirineos Orientales: baja densidad de árboles, baja cobertura herbácea, poca competencia por la luz, suelos poco compactados y húmedos y poca presión ganadera. Estos factores deben considerarse básicos pero sus efectos pueden cambiar mucho en una situación limitante y distinta del bosque típico de *P. uncinata* como es el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos, donde el clima adquiere una importancia mayor. En el ecotono estudiado, las plántulas aparecen mayoritariamente en el denso tapiz de *D. octopetala*, por encima del límite arbóreo y sobre sustratos de materia orgánica o tierra fina.

La escala de muestreo (~ 0,5 ha) parece adecuada para describir e inferir los procesos temporales subyacentes que producen la estructura espacial descrita. Estos procesos se resumen en la interacción clima-poblaciones de *P. uncinata*. Un clima más favorable para la reproducción de *P. uncinata* puede incrementar la regeneración y posterior colonización de pastos alpinos. Estas manchas de pinos serían «modeladas» por los aludes produciendo grupos alargados de árboles. Potenciales cambios climáticos en los Pirineos, como el detectado aumento (+2,11 °C) de temperaturas mínimas diarias (BÜCHER & DESSENS, 1991), podrían provocar efectos opuestos. El ecotono podría descender debido a un aumento en la frecuencia e intensidad de los aludes, aunque el efecto previsible del calentamiento sería un aumento de regeneración por encima del límite del bosque (PAYETTE & FILION, 1985) o bien de cambio de forma de los individuos de *P. uncinata*, pasando por ejemplo de formas arbustivas a otras arbóreas (LAVOIE & PAYETTE, 1992).

La abundancia de individuos muertos de *P. uncinata* en la parte media del ecotono podría ser reflejo de una antigua ascensión altitudinal del bosque. El ecotono estudiado pudo ascender en épocas pasadas próximas en el tiempo (siglos XIX-XX), pues los restos de muertos estaban bien conservados. Unido a la escasa intervención humana local reciente, todo esto podría indicar episodios climáticos favorables para la regeneración y el crecimiento de *P. uncinata* (ascensión del límite del bosque) alternados por otros desfavorables que aumentarían la mortalidad (descenso del límite forestal). Estas hipótesis deben ser confirmadas por estudios dendroecológicos para reconstruir el clima y la dinámica de las poblaciones de *P. uncinata* en el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (GUTIÉRREZ *et al.*, 1998). La dimensión temporal (proceso) debe completar la descripción espacial (patrón). La dinámica temporal de los procesos tiene su expresión en la ocupación y organización del espacio. Dicha dinámica debe complementarse con la descripción del patrón espacial generado.

CONCLUSIONES

La estructura espacial descrita y la aparición de pocas fronteras claras y su forma paralela a la pendiente subrayan:

(i) la heterogeneidad espacial del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos;

(ii) la importancia de procesos naturales (aludes) que actúan en la dirección paralela a la pendiente y producen bandas boscosas alargadas (FURDADA, 1996).

Para hacer generalizables alguna de estas conclusiones (i) deberían iniciarse estudios intensivos de este tipo en diversas parcelas en los Pirineos para aumentar así la replicación. El ecotono bosque subalpino-pastos alpinos descrito correspondería a una zona de transición caracterizada por cambios graduales (p. ej. la altura de los individuos vivos de *P. uncinata*). Estrictamente no sería un *ecotono* (zona de tensión o diferencia brusca entre las comunidades separadas) o *limes convergens* sino una *ecoclina* o *limes divergens* (VAN LEEUWEN, 1966; VAN DER MAAREL, 1990), aunque VAN DER MAAREL (1976) considere el límite forestal altitudinal un caso de ecotono especial (*limes extremus*). Hemos caracterizado la ecoclina por la existencia de pequeñas zonas de cambio (*subgraphs*) y la ausencia de fronteras grandes y consistentes, debido a la gran heterogeneidad espacial. En la ecoclina, la vegetación es rica y heterogénea, los gradientes espaciales son graduales y no bruscos, formando patrones espaciales de grano fino y límites sinuosos entre las comunidades (VAN DER MAAREL, 1990). Además, es típica de gradientes topográficos como el aquí estudiado (laderas con pendiente elevada). En teoría, los

ecotonos graduales o ecoclinas serían más sensibles a cambios ambientales que los ecotonos (zonas de tensión y cambios bruscos) y responderían de forma más rápida a cambios de las variables abióticas, sobre todo en situaciones extremas como los límites del árbol y del bosque (BRUBAKER, 1986; VAN DER MAAREL, 1990). A pesar de su evidente utilidad, la distinción ecotono-ecoclina no ha sido muy difundida ni considerada dentro de la ecología del paisaje (HANSEN & DI CASTRI, 1992; ver sin embargo: MARGALEF, 1974 y 1991; VAN DER MAAREL, 1990). Para llegar a un consenso en la nomenclatura debe señalarse antes la escala espacial utilizada para estudiar el ecotono, porque puede producir diferentes visiones del mismo patrón espacial. No obstante, la dicotomía ecotono-ecoclina podría constituir una base teórica para profundizar en la relación entre *patrón espacial (estructura)* y *proceso temporal (dinámica)* e intentar reconstruir los procesos temporales que los ecotonos conservan en su «memoria» espacial y temporal.

AGRADECIMIENTOS

Muchas gracias a M.-J. Fortin por introducirme en el análisis espacial. Gracias al Dr. R. P. Duncan por cedernos amablemente sus programas de análisis espacial. Este trabajo ha sido financiado por la CICYT (proyecto AMB95-0160) y mediante una beca F.P.I. al primer autor (Ref. AP93-72784356). Gracias a la Dirección del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici y a su personal porque siempre facilitó la obtención de los permisos y el muestreo. Muchas gracias a A. Ferré y a J. M. Ninot.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARBOUR M. G., BURK J. H. & PITTS W.D. 1987. Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin Cummings Publ. Co, 604 pp., Menlo Park, California.
- BARBUJANI G., ODEN N. L. & SOKAL R. R. 1989. «Detecting regions of abrupt change in maps of biological variables». Systematic Zoology 38: 376-389.

- BAS I CASAS J. 1993. Les pastures supraforestals a la Vall Ferrera i la Vall de Cardós (Pallars Sobirà). Valoració de la capacitat ramadera de les pastures de Lladorre. Proyecto Final de Carrera, Escola Tècnica Superior d'Enginyeria Agrària de Lleida, Universitat de Lleida.
- BAUDIÈRE A. & FROMARD F. 1988. «Estudio experimental de la regeneración del pino en los matorrales de gayuba (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel) del bosque de Barrès (Pirineos Orientales, Francia)». En: Homenaje a Pedro Montserrat: 421-433. Edita Instituto de Ecología Pirenaica (C.S.I.C.) – Instituto de Estudios Altoaragoneses, Jaca.
- BESAG J. 1977. «Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper». *Journal of the Royal Statistical Society B* 39: 193-195.
- BOSCH O., GINÉ L., RAMADORI E., BERNAT A. & GUTIÉRREZ E. 1992. «Disturbance, age and size structure in stands of *Pinus uncinata* Ram.» *Pirineos* 140: 5-14.
- BRINGUE J. M. 1995. Comunitats i bens comunals als Pallars Sobirà, segles XV-XVIII. Tesis de Doctorado, Depto. Historia, Univ. Pompeu Fabra, Barcelona.
- BRUBAKER L. B. 1986. «Responses of tree populations to climatic change». *Vegetatio* 67: 119-130.
- BÜCHER A. & DESSENS J. 1991. «Secular trend of surface temperature at an elevated observatory in the Pyrenees». *Journal of Climatology* 4: 859-868.
- BURROUGH P. A. 1995. «Spatial aspects of ecological data». In: JONGMAN R. H. G., TER BRAAK C. J. F. & VAN TONGEREN O. F. R. (eds.) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*: 213-252. Cambridge University Press, Cambridge.
- CANTEGREL R. 1983. «Le Pin à crochets pyrénéen: biologie, biochimie, sylviculture». *Acta Biologica Montana* 2-3: 87-330.
- CARRERAS J., CARRILLO E., MASALLES R. M., NINOT J. M., SORIANO I. & VIGO J. 1995. «Delimitation of the supra-forest zone in the Catalan Pyrenees». *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence* 46: 27-36.
- CEBALLOS Y FERNÁNDEZ DE CÓRDOBA L. & RUIZ DE LA TORRE J. 1979. Árboles y arbustos de la España Peninsular. Ed. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, 512 pp., Madrid.
- CLIFF A. D. & ORD J. K. 1981. *Spatial processes: models and applications*. Pion Limited, 266 pp., London.
- CLIFFORD P., RICHARDSON S. & HÉMON D. 1989. «Assesing the significance of the correlation between two spatial processes». *Biometrics* 45: 123-134.
- CRESSIE N. A. C. 1993. *Statistics for spatial data*. J. Wiley & Sons, 900 pp., New York.
- DAUBENMIRE R. 1954. «Alpine timberlines in the Americas and their interpretation». *Butler University Botanical Studies* 11: 119-136.
- DE BOLÓS O., VIGO J., MASALLES R. M. & NINOT J. M. 1993. *Flora Manual dels Països Catalans*. Ed. Pòrtic, 1247 pp., Barcelona.
- DEL BARRIO G., CREUS J. & PUIGDEFÀBREGAS J. 1990. «Thermal seasonality of the high mountain belts of the Pyrenees». *Mountain Research and Development* 10: 227-233.
- DENDALETCHÉ C. 1987. «Productivité ligneuse et organisation des marges forestières a *Pinus uncinata* Ram. en Pyrénées Occidentales». *Pirineos* 130: 3-27.
- DÍAZ H. F. & BRADLEY R. S. 1997. Temperature variations during the last century at high elevations. *Climatic Change* 36: 253-279.

- DUNCAN R. P. 1991. «Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand». *Journal of Ecology* 79: 1073-1084.
- DUNCAN R. P. 1995. Spatial analysis programs (updated version). Dept. Plant Science, Lincoln Univ., Lincoln, Canterbury, New Zealand.
- DUNCAN R. P. & STEWART G. H. 1991. «The temporal and spatial analysis of tree age distributions». *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1703-1710.
- DUTILLEUL P. & LEGENDRE P. 1993. «Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept». *Oikos* 66: 152-171.
- FORTIN M.-J. 1992. Detection of ecotones: definition and scaling factors. PhD Thesis, Dept. of Ecology and Evolution, New York State Univ., New York.
- FORTIN M.-J. 1994. «Edge detection algorithms using two-dimensional data». *Ecology* 75: 956-965.
- FORTIN M.-J. 1997. «Effects of data types on vegetation boundary delineation». *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1851-1858.
- FORTIN M.-J., DRAPEAU P. & JACQUEZ G. M. 1996. «Quantification of the spatial co-occurrences of ecological boundaries». *Oikos* 77: 51-60.
- FREY W. 1983. «The influence of snow on growth and survival of planted trees». *Arctic and Alpine Research* 15: 241-251.
- FRIEND A. D. & WOODWARD F. I. 1990. «Evolutionary and Ecophysiological Responses of Mountain Plants to the Growing Season Environment». *Advances in Ecological Research* 20: 59-124.
- FURDADA I BELLAVISTA G. 1996. Les Allaus al Pirineu Occidental de Catalunya: Predicció Espacial i Aplicacions de la Cartografia. Geoforma Ediciones, 315 pp., Logroño.
- GARCÍA RUIZ J. M. & LASANTA MARTÍNEZ T. 1990. «Land-use changes in the Spanish Pyrenees». *Mountain Research and Development* 10: 267-279.
- GIL PELEGRÍN E. 1993. Estudios ecofisiológicos sobre *Pinus uncinata* Mill. en el límite superior de la especie. Tesis Doctoral, Depto. de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid.
- GIL PELEGRÍN E. & VILLAR L. 1988. «Structure of mountain pine (*Pinus uncinata*) populations at its upper limit in Central Pyrenees». *Pirineos* 131: 25-42.
- GRACE J. 1989. «Tree lines». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 324: 233-245.
- GUTIÉRREZ MERINO E., CAMARERO J. J., TARDIF J., BOSCH O. & RIBAS, M. 1998. «Tendencias recientes del crecimiento y la regeneración en bosques subalpinos del Parque Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici». *Ecología* 12: 251-283.
- HAASE P. 1995. «Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: Introduction and methods of edge correction». *Journal of Vegetation Science* 6: 575-582.
- HADLEY J. L. & SMITH W. K. 1983. «Influence of wind exposure on needle desiccation and mortality for timberline conifers in Wyoming, U. S. A». *Arctic and Alpine Research* 15: 127-135.
- HADLEY J. L. & SMITH W. K. 1986. «Wind effects on needles of timberline conifers: seasonal influence on mortality». *Ecology* 67: 12-19.
- HADLEY J. L. & SMITH W. K. 1987. «Influence of krummholz mat microclimate on needle physiology and survival». *Oecologia* 73: 82-90.

- HADLEY J. L. & SMITH W. K. 1989. «Wind erosion of leaf surface wax in alpine timberline conifers». *Arctic and Alpine Research* 21: 392-398.
- HANSEN A. & DI CASTRI F. (eds.) 1992. *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer-Verlag, 395 pp., New York.
- HETT J. M. & LOUCKS O. L. 1976. «Age structure models of balsam fir and eastern hemlock». *Journal of Ecology* 64: 1029-1044.
- HOLLAND M. M., RISSER P. G. & NAIMAN R. J. (eds.) 1991. *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Chapman & Hall, 142 pp., New York.
- ISAAKS E. H. & SRIVASTAVA R. M. 1989. *An Introduction to Applied Geostatistics*. Oxford Univ. Press. 561 pp., Oxford-New York.
- KÖRNER CH. 1998. «A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation». *Oecologia* 115: 445-459.
- KULLMAN L. 1979. «Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915-1975». *Acta Phytogeographica Suecica* 65: 1-121.
- KULLMAN L. 1990. Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review. *Norsk Geografisk Tidsskrift* 44: 103-116.
- LAVOIE C. & PAYETTE S. 1992. «Black spruce growth forms as a record of a changing winter environment at treeline, Québec, Canada». *Arctic and Alpine Research* 24: 40-49.
- LEEUWEN C. G. VAN 1966. «A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation». *Wentia* 15: 25-46.
- LEGENDRE P. 1990. «Quantitative methods and biogeographic analysis». In: GARBARY D. J. & SOUTH G. R. (eds.) *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*: 9-34. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- LEGENDRE P. 1993. «Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?» *Ecology* 74: 1659-1673.
- LEGENDRE P. & FORTIN M.-J. 1989. «Spatial pattern and ecological analysis». *Vegetatio* 80: 107-138.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P. 1983. *Numerical ecology: Developments in Environmental Modelling*, 3rd ed. Elsevier, 419 pp., Amsterdam.
- LLOYD A. H. 1996. Patterns and processes of tree line response to late Holocene climate change in the Sierra Nevada, California. PhD Thesis, Dept. of Ecology and Evolutionary Biology, The University of Arizona, Tucson, Arizona.
- MAAREL E. VAN DER 1976. «On the establishment of plant community boundaries». *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 89: 415-443.
- MAAREL E. VAN DER 1990. «Ecotones and ecoclines are different». *Journal of Vegetation Science* 1:135-138.
- MAGURRAN A. E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Eds. Vedralà, 200 pp., Barcelona.
- MARGALEF R. 1957. «La teoría de la información en ecología». *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 661, Vol. XXXII (13): 373-449.
- MARGALEF R. 1974. *Ecología*. Ed. Omega, 951 pp., Barcelona.

- MARGALEF R. 1991. Teoría de los Sistemas Ecológicos. Publicacions Universitat de Barcelona, 290 pp., Barcelona.
- MICHAELIS P. 1934. «Ökologischen Studien an der alpinen Baumgrenze. IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes». Jahrbuch für Wissenschaftliche Botanik 80: 169-298.
- MIKOLA P. 1962. «Temperature and tree growth near the northern timber line». In: KOZŁOWSKI T. T. (ed.) Tree Growth: 265-274. Ronald Press, New York.
- MONTERRAT J. M. 1992. Evolución glacial y postglacial del clima y la vegetación en la vertiente Sur del Pirineo: estudio palinológico. Ed. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (C. S. I. C.), Monografías del Instituto Pirenaico de Ecología (n.º 6), 152 pp., Zaragoza.
- MÜLLER M. J. 1982. Selected Climatic Data for a Global Set of Standard Stations for Vegetation Science. W. Junk, 306 pp., The Hague.
- PAYETTE S. & FILION L. 1985. «White spruce expansion at the tree line and recent climatic change». Canadian Journal of Forest Research 15: 241-251.
- PLANA I CASTELLVÍ J. A. 1985. Estudi Climàtic i Balanç Hídric de la Conca de la Noguera Ribagorçana. Ed. Institut d'Estudis Catalans, 265 pp., Barcelona.
- PORNON A. & DOCHE B. 1995. «Age structure and dynamics of *Rhododendron ferrugineum* L. populations in the northwestern French Alps». Journal of Vegetation Science 6: 265-272.
- PUIG J. N. 1982. Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne: contribution à l'étude de la régénération en forêt d'Osséja. Thèse, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, France.
- RIPLEY B. D. 1977. «Modelling spatial patterns». Journal of the Royal Statistical Society B39: 172-212.
- SHANNON C. E. & WEAVER W. 1949. The mathematical theory of communication. The University of Illinois Press, 125 pp., Urbana.
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3rd ed. W. H. Freeman & Co., 887 pp., New York.
- SOUTADÉ G., BAUDIÈRE A. & BÉCAT J. (eds.) 1982. La limite supérieure de la forêt et sa valeur de seuil. Ed. Terra Nostra, 174 pp., Perpignan-Pradas.
- SZEICZ J. M. & MACDONALD G. M. 1995. «Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada». Journal of Ecology 83: 873-885.
- TER BRAAK C. J. F. 1986. «Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis». Ecology 67: 1167-1179.
- TER BRAAK C. J. F. 1988. CANOCO - a Fortran program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group, 95 pp., Wageningen.
- TER BRAAK C. J. F. 1994. «Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods». Écoscience 1: 127-140.
- TER BRAAK C. J. F. 1995. «Ordination». In: JONGMAN R. H. G, TER BRAAK C. J. F & VAN TONGEREN O. F. R. (eds.) Data Analysis in Community and Landscape Ecology: 91-174. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- TRANQUILLINI W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. Springer-Verlag, 137 pp., Berlin.

- TUHKANEN S. 1980. «Climatic parameters and indices in plant geography». *Acta Phytogeographica Suecica* 67: 1-105.
- UPTON G. & FINGLETON B. 1985. *Spatial Data Analysis by Example. Vol. 1: Point Pattern and Quantitative Data*. Wiley, 410 pp., Chichester-London.
- VEBLEN T. T. 1979. «Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in South-Central Chile». *Ecology* 60: 937-945.
- VIGO I BONADA, J. 1976. *L'Alta Muntanya Catalana. Flora i Vegetació*. Ed. Centre Excursionista de Catalunya-Montblanc-Martín, 421 pp., Granollers, Barcelona.
- WARDLE P. 1971. «An explanation for alpine timberline». *New Zealand Journal of Botany* 9: 371-402.
- WARDLE P. 1974. «Alpine environments». In: IVES J. D. & BARRY R. G. (eds.) *Arctic and Alpine Environments*: 371-402. Methuen, London.
- WOMBLE W. H. 1951. «Differential systematics». *Science* 114: 315-322.
- WOODWARD F. I. 1990. «The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants». *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 326: 585-593.