

## PATRON ESPACIAL DE UN ECOTONO BOSQUE SUBALPINO-PASTOS ALPINOS (LAS CUTAS, ORDESA, PIRINEOS CENTRALES)

J. J. CAMARERO  
E. GUTIERREZ

Dpto. de Ecología, Facultad de Biología. Universidad de Barcelona  
08028 Barcelona, España

### RESUMEN

Describimos el patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos, que incluye los límites altitudinales del bosque y del árbol, dominado por *Pinus uncinata* Ram. y localizado en los Pirineos Centrales. Situamos una parcela rectangular (30 x 140 m) cruzando el ecotono con su lado mayor paralelo a la pendiente. Para cada individuo de *P. uncinata* dentro de la parcela medimos: su localización (coordenadas  $x, y$ ), y variables estructurales (p. ej. altura) y de forma de crecimiento (número y tipo —vivo o muerto, vertical o arbustivo— de pies por individuo). Los individuos vivos de *P. uncinata* se clasificaron según su tamaño (adultos, jóvenes, vástagos y plántulas) y forma de crecimiento (krummholz —individuos arbustivos policórmicos—, krummholz con pies verticales). Describimos cuantitativamente el tipo de sustrato (suelo, materia orgánica, grava, roca) y la cobertura de herbáceas, arbustos y *P. uncinata* usando transectos paralelos a la pendiente. La estructura del ecotono se describió mediante: (a) los análisis del patrón de puntos ( $K$  de Ripley) y (b) del patrón de superficies (correlogramas espaciales de la altura); (c) la detección y descripción de fronteras usando la densidad o variables de tamaño y forma de crecimiento de los individuos; (d) la síntesis de las variaciones en la presencia y diversidad de sustratos y de herbáceas y arbustos; y (e) la ordenación de los cuadrados en que subdividimos la parcela (115 cuadrados de 6 x 6 m), de acuerdo a su posición espacial en el ecotono, al tipo de sustrato, a la cobertura de herbáceas y arbustos y al número, tamaño y forma de crecimiento de los individuos de *P. uncinata*. La mayoría de los individuos vivos de *P. uncinata* eran krummholz, situándose por encima del límite del bosque. Los individuos krummholz mostraron interacción espacial positiva con las plántulas. En el área inferior del ecotono, los individuos grandes, verticales y unicórmicos predominaban en el bosque. El cambio de altura al ascender era brusco y enmascaraba un patrón subyacente de manchas de árboles de altura similar dentro del bosque. Las variables estructurales fueron las más sensibles porque produjeron el mayor número de fronteras. Estas fronteras se dispusieron en "diagonal" (en las partes inferior y superior del ecotono para los individuos grandes y pequeños, respectivamente) debido a la situación secuencial de individuos progresivamente mayores y unicórmicos al descender por el ecotono. Los individuos arbustivos estaban asociados a sustratos rocosos, que disminuían al entrar en el bosque, donde la materia orgánica predominaba. La interacción nieve-viento permite explicar la localización de este límite del bosque que puede considerarse como un fenómeno local. Los individuos krummholz pueden proteger a las plántulas frente a las duras condiciones climáticas del ecotono (vientos fuertes, escaso espesor de nieve, bajas temperaturas). La situación espacial de las distintas clases de individuos, la interacción espacial entre plántulas y krummholz, y los cambios de forma de crecimiento (de forma arbustiva a vertical o viceversa) pueden provocar cierta inercia en la respuesta de las poblaciones de *P. uncinata* del ecotono frente a cambios ambientales.

---

Recibido: 20-10-98

Aceptado para su publicación: 28-1-99

**PALABRAS CLAVE:** Ecotono

Límites del árbol y del bosque

*Pinus uncinata*

Análisis del patrón de puntos y del patrón de superficies

Detección de fronteras

Ordenación

## INTRODUCCION

Existen evidencias suficientes para afirmar que la especie humana está modificando ciertas condiciones ambientales a escala global, lo que ha venido a llamarse cambio global (Houghton *et al.*, 1996). El cambio global incluye: el cambio climático (calentamiento global, cambios en precipitaciones, etc.), alteraciones de los ciclos biogeoquímicos (liberación de gases con efecto invernadero, fijación artificial de N<sub>2</sub>, lluvia ácida, etc.) y cambios drásticos en los usos del terreno (deforestación, roturación, erosión, desertización, urbanización, recolonización de pastos y antiguos cultivos, etc.). Durante este siglo, los Pirineos muestran a escala regional ejemplos para los tres componentes del cambio global: aumento en la temperatura mínima diaria (+2,11 °C) acompañado por un incremento de la cobertura de nubes durante el período 1882-1970 en una estación de alta montaña (Bücher, Dessens, 1991; Díaz, Bradley, 1997); alteraciones en el contenido de ciertos elementos en lagos de alta montaña (Camarero *et al.*, 1998); y tremendas modificaciones en el paisaje de alta montaña debidas a flujos migratorios, descenso de la presión ganadera y modificaciones de políticas agropecuarias (Chocarro *et al.*, 1990; García Ruiz, Lasanta Martínez, 1990). Por lo tanto, es esperable que el cambio global ejerza efectos discernibles en las poblaciones de organismos que habitan esta cordillera. Tal es el caso de las poblaciones de árboles (Brubaker, 1986), especialmente las que alcanzan su límite altitudinal en los Pirineos, como el caso de *Pinus uncinata* (pino negro). Los ecotonos se consideran fronteras biológicas especialmente sensibles a cambios ambientales pasados y recientes (Hansen, di Castri, 1992), y el límite del bosque es un ejemplo claro de ecotono o zona de transición entre los pastos alpinos y el bosque subalpino (Kullman, 1990; Payette, Lavoie, 1994).

Los conceptos de límites del bosque (*timberline*, *forest limit*) y del árbol (*treeline*) dependen directamente de la definición de árbol (p. ej. un individuo leñoso vertical con un tronco de una altura mínima, que varía de 2 a 5 m según autores; Hustich, 1979; Kullman, 1979). Por otro lado, el crecimiento arbóreo está muy limitado en los límites forestales altitudinales o latitudinales debido a factores abióticos generales (descenso de temperatura del aire) o más locales (intensos vientos, espesor de nieve, etc.), provocando la aparición de formas arbustivas tipo *krummholz* (Wardle, 1971; Tranquillini, 1979; Stevens, Fox, 1991). Partimos de la hipótesis de la existencia de diferentes fronteras ecológicas formando parte del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos y que dependen de las variables usadas para definir estas fronteras. Por ejemplo, variables de forma de los árboles (altura, tamaño y forma de la copa, número de pies por cepa, etc.) pueden formar fronteras distintas de las delineadas por datos de densidad de árboles o de formas arbustivas o por las creadas por datos de edad. Sin embargo, todos estos aspectos muestran perspectivas parciales y relacionadas de la dinámica del límite forestal (Kullman, 1979; Payette, Filion, 1985; Payette, Lavoie, 1994; Rochefort *et al.*, 1994; Lloyd, 1996).

Por otro lado, el espacio ha sido considerado un factor parcial y poco importante en la descripción de los ecotonos del límite del bosque subalpino, salvo algunas excepciones enfocadas desde distintas escalas espaciales (Légère, Payette, 1981; Cantegrel, 1987; Kullman, 1991; Arseneault, Payette, 1992; Earle, 1993; Weisberg, Baker, 1995; Lloyd, 1996). El análisis del patrón espacial del límite forestal es necesario para entender la dinámica temporal y espacial de sus poblaciones, sean cambios de densidad, cambios morfológicos (de formas arbóreas-verticales a formas arbustivas o viceversa) y desplazamientos de los límites del árbol y del bosque.

La heterogeneidad espacial del medio físico y los recursos provoca, en parte, la aparición de autocorrelación espacial en las poblaciones y comunidades, la cual está en contra de la suposición clásica de los contrastes estadísticos basados en la independencia de las observaciones (Sokal, Oden, 1978; Dutilleul, Legendre 1993; Legendre, 1993). Esta heterogeneidad espacial es funcional y existe por lo que no debería ser descartada en cualquier descripción y modelo ecológico (Tilman, Kareiva, 1997). Si existe autocorrelación espacial, los valores que una variable toma en un lugar determinado están relacionados con los valores que esa misma variable muestra en lugares vecinos más de lo esperado al azar. El análisis estadístico de la autocorrelación espacial nos permite contrastar su presencia y describir la estructura espacial formada por la variable o variables medidas en una población (por ejemplo, manchas de árboles de similar tamaño o edad) (Duncan, Stewart, 1991; Brodie *et al.*, 1995). Debe tenerse en cuenta siempre que, en teoría, diferentes procesos temporales pueden producir similares o idénticos patrones espaciales (Sokal, Thomson, 1987).

Nuestro objetivo será la descripción espacial del ecotono entre el bosque subalpino de *P. uncinata* y los pastos alpinos en la Sierra de las Cutas, Ordesa. Esta descripción es un paso previo para describir e inferir los procesos temporales que generaron este patrón espacial, porque la propia estructura del ecotono puede modificar la respuesta de éste a los cambios ambientales.

## METODOLOGIA Y ZONA DE ESTUDIO

### Muestreo

El muestreo lo llevamos a cabo en una parcela rectangular (140 m x 30 m) colocada cruzando el ecotono pastos alpinos-bosque y con su lado más largo paralelo a la máxima pendiente. Los límites superior e inferior de dicho rectángulo se localizaron próximos e incluyendo los límites del árbol y del bosque (límite inferior ya dentro del bosque denso), respectivamente. Seleccionamos un lugar de topografía homogénea y representativo de la estructura del ecotono. Usando cintas métricas de 50 y 100 m, cartografiamos la posición de todos los individuos, vivos y muertos, de *Pinus uncinata* Ram. dentro de la parcela basándonos en un sistema de ejes cartesianos paralelos a los ejes corto ( $x$ ) y largo de la parcela ( $y$ , paralelo a la pendiente) orientados con brújulas. El punto  $(x, y) = (0, 0)$  fue situado en la esquina superior derecha mirando hacia arriba (borde oriental,  $(x, y) = (0, y)$ ). La parcela fue subdividida con otras cintas métricas para medir las coordenadas de la posición de los árboles con una precisión de  $\pm 0,1$  m. El muestreo se realizó durante julio, agosto y septiembre de 1995.

Para cada individuo dentro de la parcela, medimos: la posición del centro del tronco mayor del árbol o del centro de la mata en el caso de individuos con múltiples pies por cepa (coordenadas  $x$  e  $y$ ), diámetros del tronco en la base (db) y a 1,3 m sobre la base (diámetro a la altura del pecho, dbh), la altura (h), diámetros de la proyección vertical de la copa sobre el suelo a lo largo de las dos direcciones marcadas por los ejes de la parcela (estos diámetros seguían unas orientaciones aproximadas en direcciones N-S y W-E), altura de la rama viva más baja, número máximo de cohortes de acículas vivas (estimado mediante el examen de 4-6 ramas de la copa media de cada individuo; la longevidad de las acículas puede ser un parámetro indicativo de las condiciones de crecimiento; Tranquillini, 1979), y número y tipo (verticales-erectos o arbustivos, vivos o muertos) de pies por individuo. La altura de los individuos más altos de 3 m no fue medida sino estimada visualmente (error de medida  $\pm 15$  cm, según Kullman, 1979).

Los individuos se agruparon en clases según su tamaño y forma de crecimiento y basándonos en una clasificación de Bosch *et al.* (1992): dbh  $> 17,5$  cm, adultos (A);  $7,5 < \text{dbh} < 17,5$  cm, jóvenes (P, *poles*); dbh  $< 7,5$  cm y  $h > 0,5$  m, vástagos (S, *saplings*);  $h < 0,5$  m, plántulas (SE, *seedlings*); individuos muertos (D, *dead trees*); krummholz (K, individuos arbustivos con muchos pies por cepa —policórmicos— y copas asimétricas); e individuos krummholz policórmicos pero con algunos pies verticales y en bandera, mostrando la mayoría de las ramas vivas orientadas en el lado opuesto al del viento más fuerte (copa asimétrica, normalmente en dirección similar a la de los krummholz y no en la de la pendiente) y una densa mata de pies arbustivos normamente enterrada por la nieve (KM, *flagged krummholz*) (Scott *et al.*, 1987). Excavamos superficialmente varios individuos arbustivos para comprobar que formaran matas independientes, no conectadas de forma subterránea como hacen otros organismos clonales. Para los análisis espaciales consideramos sólo el diámetro del tronco mayor en los individuos con múltiples pies aunque todos los pies fueron medidos. Para comparar las medias de las coordenadas ( $x$ ,  $y$ ) de las clases de individuos y comprobar si eran significativamente diferentes, utilizamos el test no-paramétrico  $U$  de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf, 1995). La asociación entre variables se estudió mediante el coeficiente no-paramétrico de correlación de Spearman ( $r_s$ ), dado que la mayoría de estas variables no mostraban distribuciones normales (Sokal y Rohlf, 1995).

Los tipos de sustrato fueron clasificados en seis: rocas (afloramientos rocosos y piedras de diámetro  $> 1$  dm), pino, vegetación (herbáceas y arbustiva, sin distinguir especies), materia orgánica, grava (piedras cuyo diámetro  $\leq 1$  dm) y suelo desnudo. Para estimar la cobertura y presencia de cada sustrato, utilizamos un muestreo sistemático con seis transectos paralelos a la pendiente (eje  $y$ ) y colocados cada 6 m a lo largo del eje corto ( $x$ ) de la parcela (es decir, a los 0, 6, 12, 18, 24 y 30 m). Cada 1 m anotamos el tipo de sustrato interceptado por una barra fina metálica siguiendo el transecto desde  $y = 0$  (pastos) hasta  $y = 140$  (bosque), dando una malla compuesta por un total de 846 puntos de muestreo (6 transectos  $\times$  141 puntos / transecto). Este muestreo es una modificación del método del punto (Barbour *et al.*, 1987).

Calculamos el índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $H$ , en bits  $\cdot$  punto $^{-1}$ ) para las clases de individuos a lo largo del ecotono (agrupando los individuos presentes por clases cada 2 m a lo largo del eje  $y$ ) así como para los tipos de sustrato (Shannon, Weaver, 1949). Kuuluvainen *et al.*, (1996) muestran un ejemplo de cálculo de diversidad de alturas de árboles en bosques boreales. Este índice resume la estructura de los datos reduciendo el

efecto de componentes raros o de baja frecuencia (Margalef, 1974). Calculamos espectros de diversidad de sustratos, como indicadores de heterogeneidad espacial y de presencia de fronteras (Margalef, 1957), y también la diversidad local cada 2 m descendiendo a lo largo del ecotono (Magurran, 1989).

## Situación

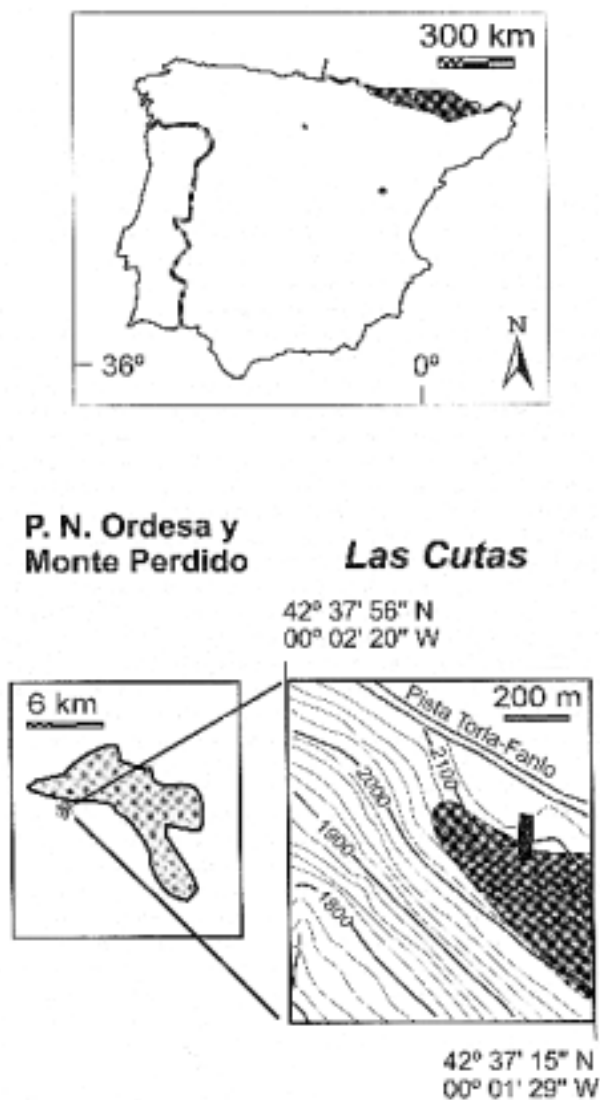
El límite del bosque del pinar de la Carquera se sitúa en la Sierra de las Cutas, culminando la Solana de Fanlo al sur del cañón de Ordesa, en la zona de preparque del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Fig. 1). La elección de una zona de preparque se basó en el supuesto de una reducción reciente, durante los últimos 100 años, de perturbaciones humanas (sobrepastoreo, talas e incendios), ya que los Pirineos, como otras grandes cordilleras europeas, muestran límites del bosque muy alterados por actividades humanas locales. La pendiente media  $\pm$  SD (desviación estándar) de la zona estudiada son  $17^\circ \pm 13^\circ$  ( $n = 18$ ) alcanzándose  $33^\circ$  de pendiente máxima al descender hacia el bosque. La orientación es de  $186^\circ$  S-SW. La altitud media del centro de la parcela son 2100 m ( $n = 25$ ). Las altitudes máximas de los límites del bosque (*timberline* o *forest limit*), del árbol (*treeline*) —considerando árbol todo individuo de *P. uncinata* con al menos 2 m de altura en algún pie vertical; Kullman, 1979— y de los individuos krummholz medidas en el campo (altímetro, precisión  $\pm 1$  m) fueron 2100 m, 2110 m y 2150 m, respectivamente. Los suelos son mayoritariamente básicos y derivados de flysch areniscoso sometido al ciclo de hielo y deshielo (Ríos *et al.*, 1982), aunque ciertas bandas de areniscas originan sustratos ácidos en ciertas zonas como lo muestra la presencia de especies acidófilas en el ecotono estudiado (*Rhododendron ferrugineum*).

## Clima

El clima es continental con influencia oromediterránea (Balcells, Gil Pelegrín, 1992; Camarero, Gutiérrez, 1998). Según datos del observatorio próximo del Refugio de Góriz (2215 m,  $42^\circ 39'$  N,  $00^\circ 01'$  E; datos de 1981-89 y 1993-95), la temperatura media anual es  $4,7^\circ$  C y las temperaturas medias mensuales máxima y mínima son  $13^\circ$  C (julio) y  $-1,92^\circ$  C (febrero). La precipitación anual estimada es próxima a los 1600 mm, con una gran variabilidad interanual. Durante el período de innivación (noviembre-abril), la profundidad media de nieve ( $\pm 1$  SD) fue sólo  $36,6 \pm 21,7$  cm para el intervalo 1980-89 (Balcells, Gil Pelegrín, 1992). El promedio de profundidades máximas de nieve es próximo a  $\approx 125$  cm (abril). Los vientos dominantes soplan de NW y W y pueden “limpiar” la escasa nieve invernal. Durante el período entre diciembre de 1992 y abril de 1995, las dos velocidades máximas del viento medidas en el Refugio de Góriz fueron  $92,6$  km  $h^{-1}$  (NW) y  $74,1$  km  $h^{-1}$  (N).

## Especie

Probablemente, *P. uncinata* fue una de las primeras especies arbóreas pioneras en recuperar áreas de distribución tras ocupar refugios no helados, hace unos 13000-12000



**Fig. 1.**—Situación geográfica del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos estudiado (asterisco) dentro del área de distribución de *Pinus uncinata* en la península Ibérica (área gris oscura, figura superior). Las figuras inferiores muestran, a escala local, la zona de estudio (asterisco) en el área de preparquero del P. N. de Ordesa y Monte Perdido (figura izquierda, área gris) y respecto al Pinar de la Carquera en la Sierra de las Cutas (figura a la derecha; el rectángulo negro representa la parcela y el área gris muestra la zona densa del pinar) *Geographic location of the studied subalpine forest-alpine pasture ecotone (asterisk) within the area of distribution of Pinus uncinata in the Iberian Peninsula (gray area, upper figure). The lower figures show the study site (asterisk) at a local scale within the buffer area of the Ordesa y Monte Perdido National Park (left figure, gray area) in La Carquera stand, Sierra de las Cutas (right figure; the black rectangle represents the plot and the gray area corresponds to dense forest)*

años, en las montañas ibéricas y centroeuropeas (Huntley y Birks, 1983). Algunos ecotonos pastos alpinos-bosque subalpino pirenaicos siguen la típica secuencia estructural de formas de crecimiento desde árboles verticales y de un sólo pie (unicórmicos) próximos al límite del bosque hasta individuos arbustivos policórmicos (krummholz) más elevados que el límite del árbol (Gil Pelegrín, Villar, 1988). En la actualidad, hay informes sobre la recolonización de pastos subalpinos pirenaicos por parte de *P. uncinata* debido al descenso de la presión ganadera combinado con características climáticas favorables (Soutadé *et al.*, 1982).

*P. uncinata* es la especie predominante en la mayoría de los límites forestales y arbóreos altitudinales pirenaicos (Cantegrel, 1983). Coloniza todo tipo de suelos y se considera una especie pionera y heliófila (Ceballos, Ruiz de la Torre, 1979; Bosch *et al.*, 1992). Nos encontramos en el límite del bosque de un pinar oromediterráneo de *P. uncinata* y con gran incidencia de luz típico de solanas entre 1600 y 2200 m, con presencia de *Juniperus communis* subsp. *nana*, *Arctostaphylos uva-ursi* y *R. ferrugineum* en el sotobosque y dominado por pastos compuestos por *Saponaria caespitosa* o por la calcícola *Festuca gautieri* (Villar, Benito Alonso, 1994).

El pinar de la Carquera no ha visto reducida su extensión durante el s. XX y su límite forestal superior se considera poco afectado por actividades humanas locales como incendios, talas y sobrepastoreo (Gil Pelegrín, Villar, 1988). En nuestro estudio, sólo 14 (2,2 p. 100 de todos los individuos vivos) pinos arbustivos (krummholz) mostraron signos de pastoreo, situándose la mayoría próximos al límite del árbol. Además, observamos marcas de teas de pastores en los troncos de dos individuos arbóreos de *P. uncinata* localizados dentro de la parcela, en su límite inferior. En la comparación de fotografías aéreas de los últimos 50 años (1946, escala 1:43.000; 1957, escala 1:32.000; 1986-88 escala 1:5.000) no se observa ningún desplazamiento altitudinal del límite del bosque aunque sí cierto aumento de la densidad del pinar. En los años 30 un incendio afectó al pinar de la Carquera en cotas inferiores al límite del bosque lo que atestiguamos por el hallazgo de algunos restos de tocones quemados en el pinar y en el límite inferior de la parcela de estudio (2080 m).

## Análisis espacial

Para poner de manifiesto cuál es la distribución espacial (al azar, agregada o regular) de un grupo de puntos u objetos (en este caso individuos de *P. uncinata*) en un espacio bidimensional (la parcela), realizamos el *análisis del patrón de puntos* (*point pattern analysis*) de nuestros datos (coordenadas o posición de los individuos de *P. uncinata* en la parcela). Los resultados dependerán de la escala espacial analizada, ya que un grupo de árboles puede mostrar una distribución agregada en una parcela de 1 ha pero otra distribución regular o dispersa a una escala menor (100 m<sup>2</sup> p. ej.).

Partimos de las coordenadas ( $x$ ,  $y$ ) de cada árbol (punto) dentro de la parcela, considerando la distribución espacial para cada clase de individuos (A, P, S, SE, K, KM y D) —caso univariante— o bien, en el caso bivariante, la interacción espacial entre distintas clases de individuos (A-SE, K-SE, P-D, etc.). Ambos casos se analizaron usando la función  $K(t)$  de Ripley — $K_{I2}(t)$  en el caso bivariante— (Ripley, 1977; 1981; Diggle, 1983; Haase, 1995). Esta función se basa en el cálculo de las distancias de cada árbol al resto de los árboles situados en un área determinada para una gama

de clases de distancia (p. ej. 0-1 m, 1-2 m, 2-3 m, etc.), obteniendo la varianza de dichas distancias. El límite máximo de análisis es la mitad de la dimensión menor de la parcela. Así, en nuestro caso el eje más corto es  $x$  que mide 30 m, luego  $K(t)$  podrá calcularse hasta  $30 / 2 = 15$  m. La función  $\lambda K(t)$ , donde  $\lambda = n/A$  es la densidad o número de puntos  $n$  por unidad de área  $A$  es la estimación del número esperado de árboles dentro de un círculo de radio  $t$  centrado en un árbol cualquiera. Una distribución al azar mostrará un valor  $K(t) = \pi t^2$  (área de un círculo de radio  $t$ ) y valores superiores o inferiores a  $K(t) = \pi t^2$  indicarán agregación o dispersión (distribución regular), respectivamente. El nivel de significación de  $K(t)$  al 99 p. 100 ( $p < 0,01$ ) se calculó mediante el test de permutación de Monte Carlo (100 simulaciones). Los datos se expresan gráficamente usando la función  $L(t)$  ( $L_{12}(t)$  en el caso bivalente) en función de la distancia  $t$ , donde  $L(t) - t = (\sqrt{K(t)} / \pi) - t$  (Besag, 1977; Haase, 1995). En el caso bivalente, existirá atracción o repulsión significativa ( $p < 0,01$ ) si  $K_{12}(t)$  (o su equivalente  $L_{12}(t) - t = (\sqrt{K_{12}(t)} / \pi) - t$ ) es mayor o menor que los valores generados en la simulación (Duncan, 1991).

Los árboles no son sólo puntos con dos coordenadas ( $x, y$ ) sino que pueden tener asociadas variables ( $z_1, \dots, z_n$ ) de tamaño (altura, diámetro, etc.) o forma (número de pies por cepa, etc.) o la edad. Si imaginamos a los árboles como postes sobre los que depositamos una manta (superficie), podemos describir estas superficies mediante funciones de estructura (semivariogramas, correlogramas espaciales, etc.) a través del *análisis del patrón de superficies (surface pattern analysis)* (Cliff y Ord, 1981; Legendre, Fortin, 1989). También podemos determinar si existe autocorrelación espacial; es decir, si los valores de la variable medida ( $z_i$ ) para un individuo dependen de los valores que toma esa variable para individuos vecinos y si son significativamente más similares (autocorrelación positiva) o distintos (autocorrelación negativa) de lo esperado al azar (Legendre, 1993). Un correlograma espacial es un gráfico de los valores de autocorrelación (en ordenadas) en función de las clases de distancia (en abscisas). Los correlogramas exigen la estacionaridad (valores constantes y finitos) de medias y varianzas (estacionaridad débil o de segundo orden) en el área de muestreo, mientras que los semivariogramas sólo requieren que la varianza no supere un valor límite (hipótesis intrínseca) en el área estudiada (Cliff y Ord, 1981; Legendre y Fortin, 1989; Cressie, 1993; Dutilleul y Legendre, 1993). Para afrontar este problema con nuestros datos de altura, tomamos dos opciones: (1) ajustar una función para quitar la tendencia a gran escala y conseguir la estacionaridad de las medias, y (2) dividir el área de muestreo (parcela) en subáreas menores en las que la estacionaridad de media y varianza puede considerarse factible (Isaaks y Srivastava, 1989; Dutilleul y Legendre, 1993). Calculamos el índice de correlación espacial  $I$  de Moran en todas direcciones (correlograma omnidireccional) para el caso de una sola variable (en nuestro caso representaremos el índice de Moran normalizado  $Z$ , Upton y Fingleton, 1985; ver p. ej. Duncan y Stewart, 1991). Este índice es análogo al de correlación de Pearson en su interpretación, ya que presenta valores nulos, positivos o negativos para casos de autocorrelación nula, positiva y negativa, respectivamente (Upton y Fingleton, 1985; Legendre y Fortin, 1989). En el cálculo de los correlogramas, usamos clases de distancia equidistantes (6 m) y, de todos los valores calculados de  $Z$ , se consideraron sólo aquellos cuya clase de distancia contenga al menos el 1 % de todos los pares de localidades (Legendre y Fortin, 1989). Deben contrastarse la significación global del correlograma mediante un test múltiple de Bonferroni y la de cada valor de autocorrelación calculado. La forma del correlograma



describe la estructura espacial, teniendo en cuenta que distintas estructuras espaciales pueden generar correlogramas similares (Legendre y Fortin, 1989). Por ejemplo, un gradiente genera un correlograma en el que los valores de autocorrelación disminuyen de forma monótona desde valores positivos para distancias cortas (autocorrelación positiva, árboles vecinos similares respecto a la variable medida) hasta valores negativos para distancias largas (autocorrelación negativa, árboles alejados muy diferentes respecto a la variable medida). La distancia a la cual la curva del correlograma cruza el eje de abscisas para valores de autocorrelación nula ( $I = 0$ ) corresponde al tamaño promedio de la mancha (*patch*) de influencia de la variable en todas direcciones. La función  $K$  de Ripley y los correlogramas omnidireccionales se calcularon usando los programas elaborados por R. P. Duncan (1995).

Una frontera puede definirse como una superficie o línea que une los puntos donde los gradientes de los descriptores medidos alcanzan las pendientes máximas y, como tal estructura espacial, puede registrar en su forma y tamaño procesos pasados implicados en su formación (Margalef, 1997). Los ecotonos pueden considerarse compuestos por grupos de fronteras ecológicas o zonas de cambio entre comunidades distintas (Fortin, 1992). Podemos considerarlas como los lugares contiguos donde las tasas de cambio son más altas para las variables seleccionadas (p. ej. en el paso de bosque cerrado a árboles dispersos se produce un brusco cambio de densidad y de altura de los árboles).

De entre las diferentes metodologías estadísticas para caracterizar estas fronteras (Hansen y di Castri, 1992), hemos usado un algoritmo (*lattice-wombling*) que requiere la distribución regular de los datos en una cuadrícula bidimensional. Previamente convertimos nuestros 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 forma de los árboles en cuanto a su carácter policórmico (número de pies vivos o muertos y número de pies arbustivos o verticales por cepa) en promedios para los 115 cuadrados de 6 m x 6 m en que subdividimos la parcela. Sobre estos datos calculamos las derivadas o tasas de cambio de las variables seleccionadas mediante el uso del algoritmo citado (Womble, 1951; Barbujani *et al.*, 1989; Fortin, 1994). Calcularemos las tasas de cambio de variables únicas (densidad y número de pies por cepa) 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 de acuerdo a un porcentaje arbitrario basado en la experiencia (en nuestro caso el 10 p. 100). Las tasas de cambio más altas se llaman *elementos de frontera* porque pueden formar parte de una frontera (*boundary elements*, BEs; Fortin, 1994). Para saber si estos BEs son significativos, se someten a un test de Monte Carlo mediante aleatorización. Se considera que existe una frontera (*boundary*) si la mayoría (>75 %) de los BEs significativos ( $p < 0,01$ ) aparecen contiguos en el espacio. También pueden aparecer BEs aislados (*singleton*) o grupos de pocos (<75 % del total) BEs contiguos (*subgraph*) (Fortin, 1992; 1997).

## Ordenación

Varias técnicas multivariantes que ordenan objetos (sitios de muestreo y/o especies) según su semejanza a lo largo de gradientes ambientales se engloban en el térmi-

no “ordenación” (Palmer, 1993; Økland, 1996). El Análisis Canónico de Correspondencias (*Canonical Correspondence Analysis*, CCA) ordena muestras de variables bióticas o dependientes –especies– en función de su relación con variables abióticas o independientes, suponiendo una respuesta unimodal para las variables bióticas (ter Braak, 1986, 1994, 1995). Esto permite interpretar la relación ambiente-organismos o contrastar hipótesis sobre esta relación si las variables abióticas medidas son explicativas o pertinentes. Análisis exploratorios preliminares de nuestros datos sugirieron la existencia de distribuciones unimodales de las clases de árboles (variables dependientes) a lo largo del ecotono (p. ej. las formas *krummholz*). Por otro lado, ordenaciones directas preliminares de la distribución de las clases de individuos a lo largo de la pendiente, basadas en Análisis de Correspondencias (*Correspondence Analysis*, CA), mostraron gradientes claros en las distribuciones de tipo unimodal de los árboles. Para hacer comparables las variables bióticas (densidad, tamaño y forma de los árboles y cobertura de herbáceas y arbustos) y las abióticas (tipo de sustrato medido 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 cinco cuadrados situados en el límite inferior de la parcela por tener el 66,67 % de su superficie fuera de ésta). Usaremos dos matrices en las cuales las filas serán los sitios o lugares de muestreo (cuadrados de 36 m<sup>2</sup>) y las columnas serán las variables bióticas (variables de las clases de árboles y cobertura de herbáceas y arbustos) en la matriz principal y las variables abióticas (tipo y cobertura de sustrato) en la segunda matriz. Los datos de las variables dependientes o bióticas fueron estandarizados para hacer las variables homogéneas en cuanto a su dimensión (Legendre y Legendre, 1983). Finalmente, utilizamos la versión sin tendencia de CCA (*Detrended CCA*, DCCA) para evitar el efecto arco y resaltar la relación entre los dos ejes de ordenación, aunque la necesidad de quitar la tendencia en un CCA no es habitual en el caso de usar pocas variables ambientales (ter Braak, 1988). El método para quitar la tendencia fue el usado por defecto en CANOCO 3.11, es decir polinomios de segundo orden.

La variabilidad espacial de un grupo multivariable de datos puede ser descrita y cartografiada (Legendre, 1990), en nuestro caso la variación espacial de distintas variables de los árboles a lo largo del ecotono. Los ejes de la ordenación resumen la variabilidad de los datos, que puede ser cartografiada, y los valores que toman en los cuadrados en que subdividimos la parcela. Por otro lado, la ordenación canónica puede realizarse usando el espacio como covariable y describir las variables sintéticas resultantes para representar la variabilidad espacial de las variables bióticas, o sea la influencia de la localización en el ecotono sobre la forma o el tamaño o la densidad de una clase de árboles y sobre la cobertura de herbáceas y arbustos (Legendre, 1990, 1993). Este es un modo de separar el componente espacial de la variabilidad de un grupo de variables respecto de aquellos componentes puramente ambientales, ambientales y espaciales e indeterminados (Borcard *et al.*, 1992; Borcard y Legendre, 1994). Creamos así una matriz espacial con las coordenadas del centro ( $x$ ,  $y$ ) de los 115 cuadrados en los que subdividimos la parcela y añadimos los términos necesarios para completar los parámetros de una regresión espacial cúbica ( $x^2$ ,  $xy$ ,  $y^2$ ,  $x^3$ ,  $x^2y$ ,  $xy^2$ ,  $y^3$ ), tal y como sugiere Legendre (1990). La matriz espacial estaba compuesta sólo por los términos significativos ( $p \leq 0,05$ ) de la regresión cúbica elegidos mediante una selección paso a paso (*forward selection* en CANOCO) en CCAs entre la matriz espacial (variables independientes) y la

matriz formada por los datos de los árboles (variables dependientes o bióticas). Los términos seleccionados fueron cinco:  $x$ ,  $y$ ,  $x^2y$ ,  $y^2$ ,  $y^3$ . De igual modo seleccionamos dos variables abióticas significativas ( $p \leq 0,05$ ), las coberturas de suelo y materia orgánica. La significación de todos los ejes así como de cada variable seleccionada se realizó al nivel del 5 % mediante 99 permutaciones usando el test de permutación de Monte Carlo. Todos los análisis de ordenación se realizaron usando CANOCO versión 3.11 (ter Braak, 1988).

## RESULTADOS

Los individuos krummholz forman la mayor parte (62,93 p. 100) de los individuos vivos de *P. uncinata* del ecotono ( $n = 642$ ). Por ello determinan en gran medida la distribución espacial de la población, produciendo un máximo de abundancia muy por encima del límite del bosque a lo largo del eje paralelo a la pendiente ( $y = 40-60$  m) así como máximos en los bordes oriental y occidental de la parcela, siguiendo el eje perpendicular ( $x$ ) a la pendiente (Fig. 2). Podemos hablar de un "cinturón de krummholz" por encima de los límites del árbol y del bosque en el que se alcanzan densidades máximas (Figs. 2 y 3). Los krummholz a menor altitud aparecen a los 2095 m. Los individuos de *P. uncinata* progresivamente mayores, de copas más cónicas y simétricas, troncos más verticales y predominantemente unicórmicos (adultos y jóvenes) abundan a partir de  $y = 80$  m, dominando ya dentro del bosque (Fig. 3). La transición espacial desde el predominio de formas arbustivas y policórmicas (krummholz) por encima del límite del árbol a formas arbóreas y unicórmicas (p. ej. adultos) dentro del bosque o en su límite fue gradual, pasando por formas intermedias con pies verticales y arbustivos (formas KM) en posiciones intermedias (Fig. 3). Los individuos muertos aparecen tanto dentro del bosque como por encima del límite del árbol, en la zona superior del ecotono.

El límite del bosque se situó en la coordenada  $y = 115$  m (altitud media 2100 m), entre los valores promedios de las coordenadas a lo largo de la pendiente ( $y$ ) de los adultos y jóvenes (Fig. 4). Los promedios de las coordenadas paralelas a la pendiente ( $y$ ) fueron significativamente ( $p < 0,001$ ) diferentes entre las clases de individuos, exceptuando las comparaciones entre las clases de individuos: jóvenes, vástagos, krummholz con pies verticales y muertos (Fig. 4). Ninguna comparación entre los valores medios de las coordenadas perpendiculares a la pendiente ( $x$ ) fue significativamente ( $p < 0,001$ ) diferente.

### Patrón espacial

Respecto al análisis del patrón de puntos, en el caso univariante, los individuos krummholz y las plántulas aparecieron significativamente agregados ( $p < 0,01$ ) a distancias de 1 a 15 m (Fig. 5). Este análisis confirma la observación de las distribuciones espaciales similares de plántulas y krummholz a lo largo del ecotono (Fig. 3). Individuos de mayor tamaño mostraron, en general, agregación significativa ( $p < 0,01$ ) pero a distancias mayores (p. ej. los krummholz con pies verticales, de 3-15 m y P de 5-15 m). Para el caso bivalente, las interacciones krummholz-plántulas y adultos-plántu-

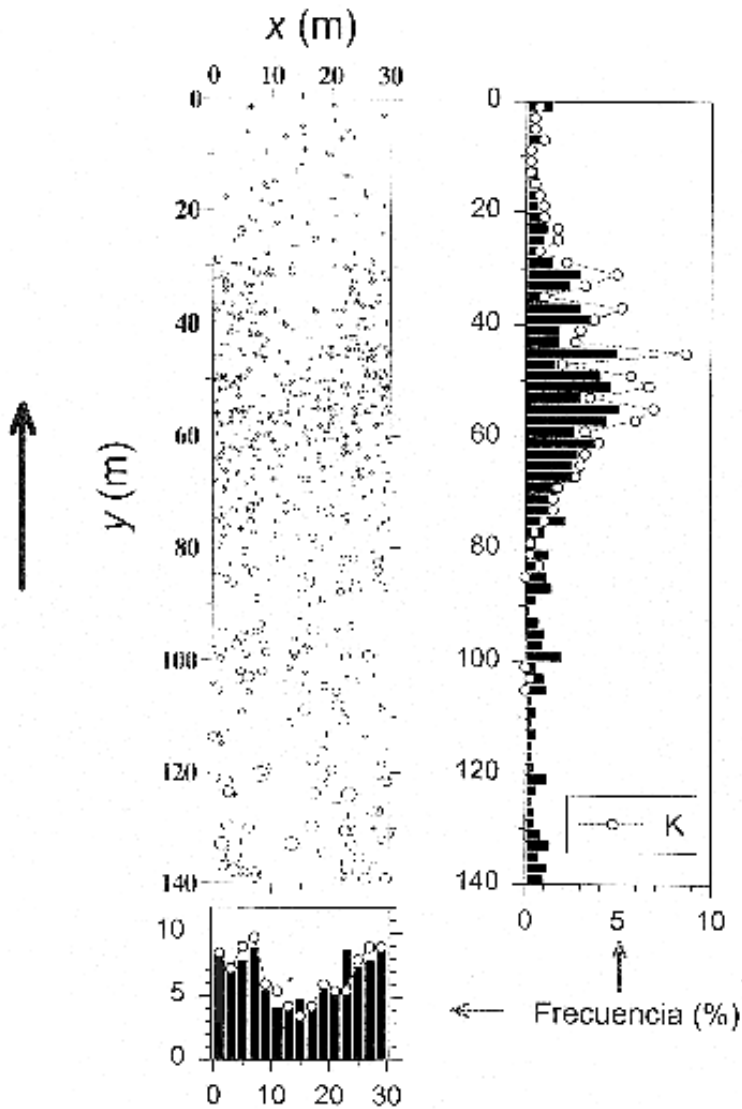
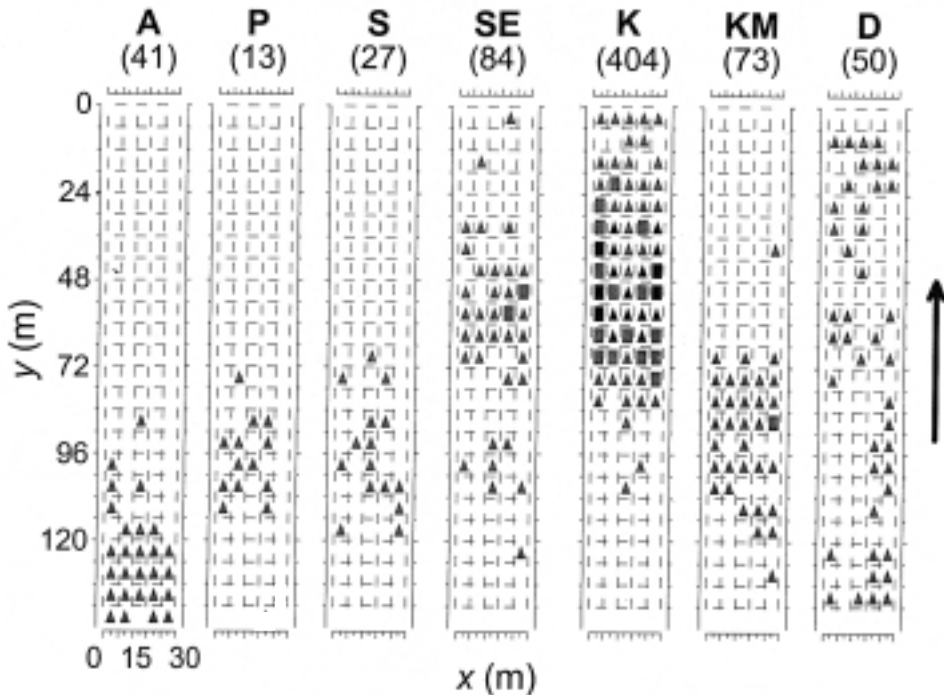


Fig. 2.—Frecuencia relativa (porcentaje sobre el total) de todos los individuos de *P. uncinata* (barras negras) y de los individuos krummholz por separado (58 % de todos los individuos, línea gris y puntos blancos) cada 2 m a lo largo de los ejes paralelo (y) y perpendicular a la pendiente (x). El tamaño 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

Relative frequency (percentage) of all *P. uncinata* individuals (black bars) and only the krummholz individuals (58 % of all individuals, gray line and white points) every 2 m along the axes parallel (y) and perpendicular (x) to the slope. The size of the circles is proportional to the basal diameter of living individuals (not at the same scale of the plot) and the crosses correspond to dead individuals. The arrow points upslope

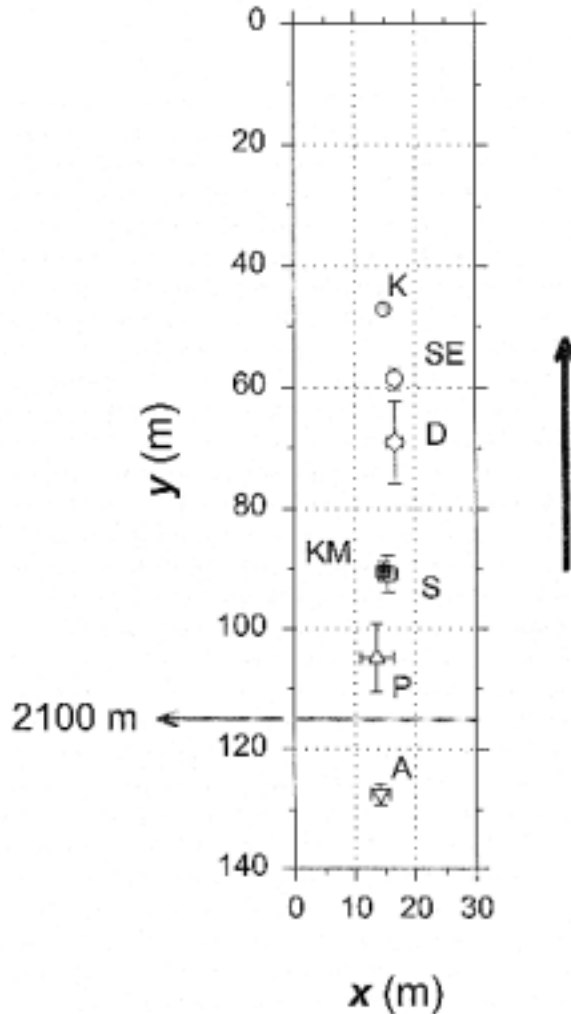


**Fig. 3.—Distribución de individuos de *P. uncinata* en el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos de Ordesa según clases basadas en su tamaño y forma de crecimiento. Abreviaturas de las clases de tamaño y forma de crecimiento: adultos (A), jóvenes (P), vástagos (S), plántulas (SE), krummholz (K), krummholz con pies verticales (KM) e individuos muertos (D). Los números entre paréntesis son el número de individuos de cada clase. La disposición de las clases de individuos de izquierda a derecha sigue un orden de densidad creciente al ascender (hay más adultos abajo y más krummholz en la parte elevada del ecotono). Las densidades se expresan como número de individuos por 36 m<sup>2</sup> (la parcela se subdivide en cuadrados de 6 m x 6 m): 0-4 (triángulos grises), 5-9 (cuadrados grises), 10-14 (triángulos negros), y 15-25 (cuadrados negros) individuos/36 m<sup>2</sup>. La densidad máxima corresponde a los individuos krummholz (21 individuos/36 m<sup>2</sup>). La flecha apunta pendiente arriba. Se muestran los dos ejes de la parcela (x, y) sólo en la primera figura (adultos)**

*Distribution of *P. uncinata* individuals in the subalpine forest-alpine pasture ecotone according to size and growth-form classes. Abbreviations for size and growth-form classes: adults (A), poles (P), saplings (S), seedlings (SE), krummholz (K), flagged-krummholz (KM) and dead individuals (D). The numbers between parentheses are the number of individuals for each class. The arrangement of the classes of individuals from left to right follows an order of increasing density going upslope (e. g., the adults and the krummholz are more abundant in lower and upper areas, respectively). The densities are expressed as number of individuals per 36 m<sup>2</sup> (the plot was subdivided in 6 m x 6 m quadrats): 0-4 (gray triangles), 5-9 (gray squares), 10-14 (black triangles), and 15-25 (black squares) individuals / 36 m<sup>2</sup>. The maximum density (21) corresponds to krummholz individuals. The arrow points upslope.*

*The plot axes (x, y) are shown only in the first figure (adults)*

las mostraron interacciones espaciales significativas ( $p < 0,01$ ): atracción entre krummholz y plántulas a una distancia de 2 m y repulsión entre adultos y plántulas a 9-11 m, respectivamente (Fig. 5). Otros casos no mostrados de interacciones significativas ( $p <$



**Fig. 4.**—Coordenadas medias para cada clase de individuos de *P. uncinata* a lo largo de los ejes paralelo (y) y perpendicular (x) a la pendiente en el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos de Ordesa. La línea horizontal gris señala el límite forestal localizado visualmente (se indica su altitud, 2.100 m). Las abreviaturas de las clases de individuos son como en la Figura 3. Las barras de error verticales y horizontales indican el error estándar. La flecha apunta pendiente arriba. los símbolos grises corresponden a formas policórmicas con pies arbustivos solamente (K, krummholz) o con pies arbustivos y erectos (KM, formas intermedias)

*Mean coordinates for each class of P. uncinata individuals along the axes parallel (y) and perpendicular to the slope (x) in the Ordesa subalpine forest-alpine pasture ecotone. As in Figure 2, the horizontal gray line shows the position of the timberline located visually (it is indicated its elevation, 2.100 m). The abbreviations of individual classes are as in Figure 3. The vertical and horizontal error bars are standard errors. The arrow points upslope. The gray symbols correspond to multistemmed individuals composed only by shrubby stems (K, krummholz) or by shrubby and erect stems (KM, flagged Krummholz intermediate forms)*

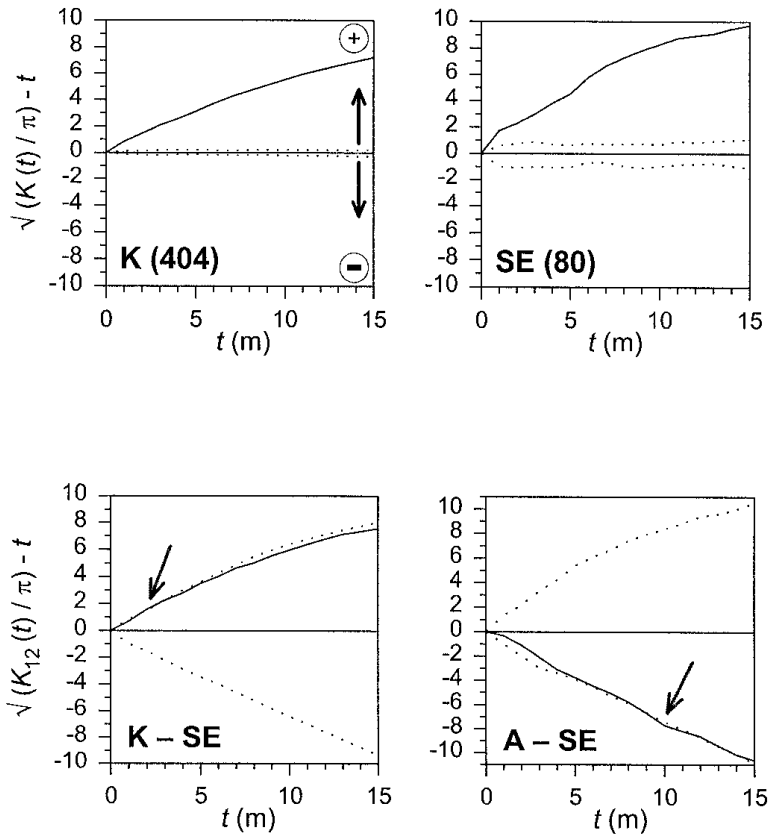


Fig. 5.—Análisis del patrón de puntos basado en el índice  $K(t)$  de Ripley, considerando distintas distancias ( $t$ , en m), en los casos univariante (gráficos superiores) y bivalente (gráficos inferiores) para el ecotono pastos alpinos-bosque en Ordesa. El caso univariante corresponde a los individuos krummholz (K) y las plántulas (SE). Entre paréntesis se indica el número total de individuos considerados en el análisis para cada clase de individuos. Los valores positivos por encima del intervalo de confianza (línea discontinua,  $p < 0,01$ ) indican agregación (señalada con un símbolo +) y los valores negativos por debajo del intervalo de confianza indican repulsión (señalada con un símbolo -). Ambos tipos de individuos están significativamente agregados ( $p < 0,01$ ) de 1 a 15 m, como indican los valores calculados (línea continua) superiores al límite de confianza (líneas discontinuas) y positivos. Los dos gráficos inferiores muestran el análisis del patrón de puntos para las interacciones (caso bivalente) krummholz-plántulas (K-SE) y adultos-plántulas (A-SE). Existe atracción significativa ( $p < 0,01$ ) entre krummholz y plántulas a los 2 m pero repulsión significativa ( $p < 0,01$ ) entre adultos y plántulas a un radio de 9-11 m (flechas grises)

Point pattern analyses based in Ripley's  $K(t)$  and considering different distances ( $t$ , in m) for the univariate (upper figures) and bivariate (lower figures) cases for the Ordesa subalpine forest-alpine pasture ecotone. The univariate case corresponds to krummholz individuals (K) and seedlings (SE). The total number of individuals (coordinates) used in each analysis is indicated between parentheses for each class of individuals. The positive values located above and below the confidence interval (dotted line) indicate significant ( $p < 0.01$ ) aggregation (shown as symbol +) or repulsion (shown as symbol -), respectively. Both classes of individuals were significantly aggregated ( $p < 0.01$ ) between 1 and 15 m as shown by the calculated positive values (continuous line) located above the confidence interval (dotted line). The two lower figures show the point pattern analyses of the interactions (bivariate case) krummholz-seedlings (K-SE) and adults-seedlings (A-SE). There is significant attraction ( $p < 0.01$ ) between krummholz and seedlings at 2 m but significant repulsion ( $p < 0.01$ ) between adults and seedlings at a 9-11 m radius (gray arrows)

0,01), corresponden a las parejas jóvenes-vástagos (atracción a 8 y 10 m) y adultos-krummholz (repulsión a 10, 12 y 14-15 m).

Para confirmar la hipótesis de atracción y mejora de crecimiento de las plántulas por parte de los individuos krummholz, comparamos la distancia mínima entre plántulas e individuos krummholz con ciertas características estructurales de crecimiento de las plántulas (diámetro basal, altura, radios de las copas en dirección norte y oeste, número de cohortes de acículas vivas y número total de pies por cepa) dentro de una zona incluida en el "cinturón de krummholz" ( $y = 30-70$  m), realizando correlaciones. Aunque tanto el diámetro basal o la altura de las plántulas aumentan al descender el ecotono, para una misma banda de altitud ( $y = 30-70$  m), la altura ( $r_s = -0,01$ ,  $n = 71$ ), el número de cohortes de acículas vivas ( $r_s = -0,03$ ,  $n = 9$ ), el número total de pies ( $r_s = -0,08$ ,  $n = 71$ ) y los radios de las copas en dirección oeste ( $r_s = -0,11$ ,  $n = 63$ ) y norte ( $r_s = -0,18$ ,  $n = 63$ ) de las plántulas disminuyen al aumentar la distancia respecto a los krummholz, aunque ninguno lo hace significativamente (se señala la probabilidad del más significativo, radios de las copas al norte,  $p = 0,17$ ). Al relacionar la distancia krummholz-plántula y el radio al norte de las copas de las plántulas, obtenemos una regresión logarítmica (radio al N de plántulas =  $a + b \cdot \ln(\text{distancia krummholz-plántula})$ ) significativa ( $a = 0,029$ ,  $b = -0,004$ ,  $r = -0,24$ ,  $p = 0,06$ ,  $n = 63$ ). La única variable de tamaño de las plántulas que aumenta al crecer la distancia mínima respecto a un krummholz es el diámetro basal ( $r_s = 0,32$ ,  $n = 21$ ,  $p = 0,16$ ).

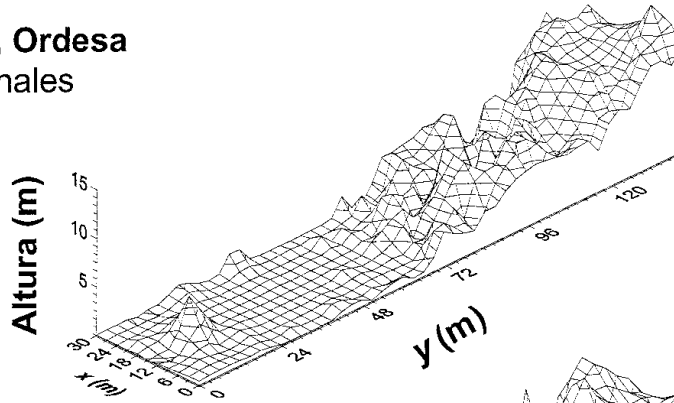
Para quitar la tendencia de menor altura de los árboles ascendiendo a lo largo del ecotono que puede encubrir cambios espaciales a menor escala, utilizamos funciones cuadráticas sencillas basadas en la relación entre la altura y la posición de los individuos vivos a lo largo del eje paralelo a la pendiente ( $y$ ) (Fig. 6). La función cuadrática (altura =  $a + b \cdot y + c \cdot y^2$ ) explicó un elevado porcentaje de la variación de los datos de altura ( $a = 1,248$ ,  $b = -0,075$ ,  $c = 0,001$ ,  $r^2 = 0,76$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 636$ ).

Posteriormente, describimos la estructura (análisis del patrón de superficies) de los datos originales y de los residuos del ajuste de la función cuadrática usando correlogramas omnidireccionales basados en el índice  $I$  de Moran normalizado ( $Z$ ). Análisis preliminares basados en semivariogramas mostraban cómo una estructura típica de gradiente brusco para los datos originales se transformaba en una estructura basada en manchas de individuos de altura similar (*patches*) separados por  $\sim 60$  m, correspondientes a árboles altos predominantes dentro del bosque. Los correlogramas espaciales calculados fueron globalmente significativos ( $p < 0,05$ ), indicando la existencia de estructuras espaciales significativas. Los correlogramas espaciales de los datos originales y de los residuos describen estructuras espaciales en gradiente y en *patches* (manchas), respectivamente (Figs. 6 y 7). Confirman resultados previos basados en los semivariogramas, ya que los datos brutos corresponden a un gradiente brusco, debido a la menor altura de los individuos vivos al ascender y salir del bosque, en el que el área media de influencia es  $\sim 45$  m (Fig. 6). Este gradiente no es lineal, tal como muestra la bondad del ajuste de la función cuadrática. Quitando esta tendencia de gran escala, el correlograma de los residuos de la función cuadrática describe manchas de similar altura cuyos valores máximos de altura están separados por  $\sim 50$  m (segundo máximo del correlograma, Fig. 7). Estas manchas o *patches* muestran un área de influencia media de tamaño próximo a los  $\sim 18$  m (punto donde el correlograma corta al eje de autocorrelación nula, Fig. 7), tal como se aprecia en los "montículos" formados por los residuos de la altura en la zona dentro del bosque y correspondientes a los individuos más grandes (krummholz con pies verticales, vástagos, jóvenes y adultos) (Figs. 3 y 6).

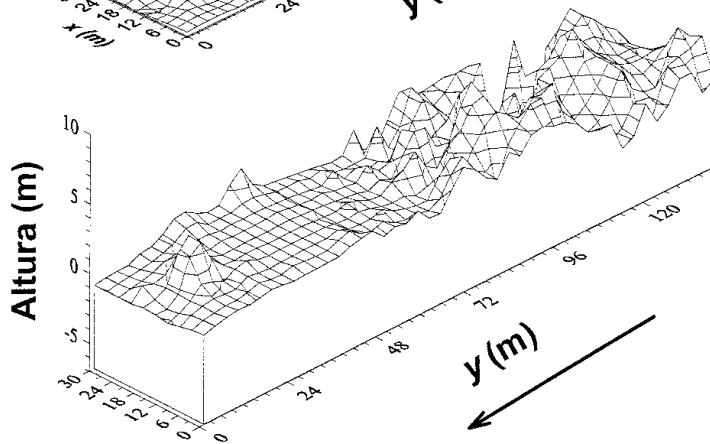


## Las Cutas, Ordesa

### Datos originales



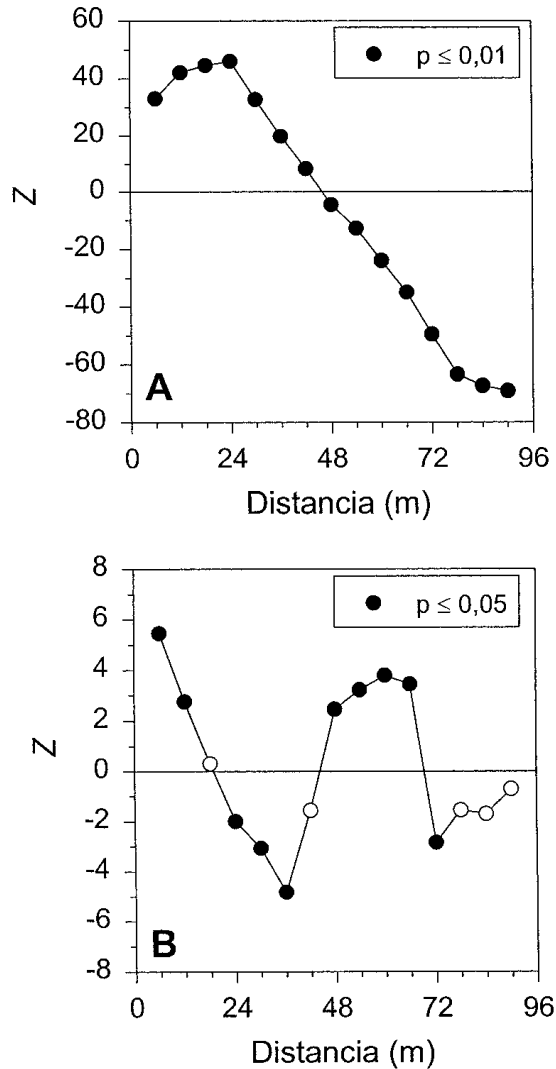
### Residuos f. cuadrática



**Fig. 6.**—Altura de todos los individuos vivos en el ecotono pastos alpinos-bosque de Las Cutas (Ordesa) y residuos del ajuste de una función cuadrática a los datos de altura en función del eje de la parcela ( $y$ ) paralelo a la pendiente (ver Resultados; 2.6. Estructura espacial). La función cuadrática se ajustó para quitar la tendencia general debida a la disminución de altura al aumentar la altitud. Ambas superficies, datos originales y residuos, fueron interpoladas mediante *kriging* basado en semivariogramas lineares. La flecha apunta pendiente arriba (valores decrecientes del eje  $y$ )

*Height of all living P. uncinata individuals located in the subalpine forest-alpine pasture ecotone (Las Cutas, Ordesa) and residuals of a quadratic function fit to the height data according to their position along the axis parallel to the slope ( $y$ ) (see Results: 2.6. Spatial structure). The quadratic function was fitted to remove the global trend of decreasing height with increasing elevation. Both surfaces, raw data and residuals, were interpolated using *kriging* based in linear semivariograms. The arrow points upslope (decreasing values of axis  $y$ )*

La falta de estacionaridad de la media de los valores puede esconder variaciones a pequeña escala o producir coeficientes de autocorrelación significativos pero espúreos, como hemos mostrado al quitar la tendencia a gran escala de la altura de los individuos lo que produjo una estructura espacial distinta de la de los datos originales. Considerando una segunda opción para reducir los efectos indeseables de la falta de estacionaridad, dividimos la parcela de muestreo en una zona superior dominada por los krummholz arbustivos ( $y \leq 70$  m) y otra inferior dominada por individuos verticales altos ( $70 \text{ m} < y$



**Fig. 7.**—Correlogramas especiales omnidireccionales de Moran ( $Z$ , índice  $I$  de Moran estandarizado) para la altura de todos los individuos a lo largo del ecotono pastos alpinos-bosque de Ordesa (A) y para los residuos del ajuste de una función cuadrática quitando la tendencia a gran escala de la disminución de la altura a mayor altitud (B). Se indica el nivel de significación para cada clase de distancia en ambos correlogramas así como los puntos significativos (círculos negros). Los dos correlogramas son globalmente significativos ( $p < 0,05$ )

*Spatial correlograms using  $Z$  (normalized Moran's  $I$  index) for the height of all living *P. uncinata* individuals located in the Ordesa subalpine forest-alpine pasture ecotone (A) and for the height residuals of the quadratic function fit that removed the global trend of decreasing height at greater elevations (B). The significance level is shown for each distance class in both correlograms and the significant individual values (black circles). Both correlograms were globally significant ( $p < 0.05$ )*

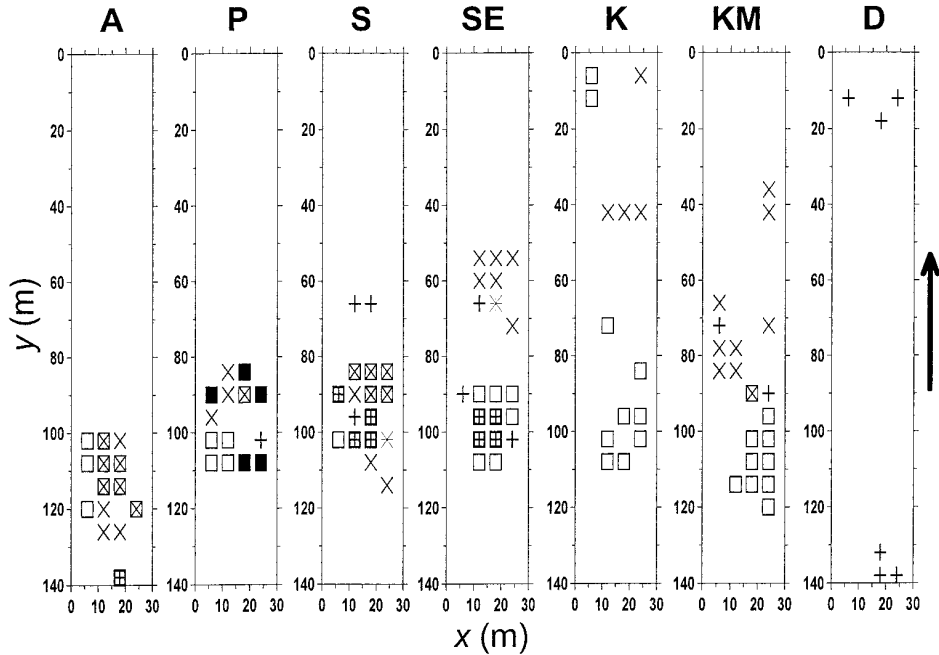
$\leq 140$  m; Fig. 3), y analizamos la estructura espacial de la altura de los individuos en ambas subparcelas. Ambos casos produjeron correlogramas significativos ( $p < 0,05$ ) indicando estructuras espaciales en gradiente (no mostrados). La subparcela superior produjo un gradiente cuya área de influencia era similar a la de todos los datos originales ( $\sim 45$  m, Fig. 7) y que se debe a la variación de altura de los krummholz que predominan en esta zona y cuya zona de mayor abundancia ocupa aproximadamente este rango (45 m) a lo largo de la pendiente (Figs. 2 y 3). La estructura espacial de las alturas de los individuos de la subparcela inferior describió un gradiente cuya área de influencia ocupaba  $\sim 35$  m, que correspondía al aumento de altura de los individuos verticales (adultos p. ej.) al entrar en el bosque (Figs. 3 y 6).

El uso de todas las variables juntas (densidad, estructurales y carácter policórmico) para cada tipo de individuos no produjo fronteras o grupos grandes ( $>75$  p. 100 del total) de elementos de frontera (BEs, tasas de cambio máximas) significativos ( $p < 0,01$ ) y contiguos en el espacio (no mostrado). Sin embargo, tampoco ningún tipo de individuos, considerando los tres grupos seleccionados de variables (densidad, estructurales y carácter policórmico) por separado, formó fronteras (Fig. 8). La densidad sólo produjo *subgraphs* o grupos pequeños de BEs contiguos para los individuos pequeños (S y SE), que se situaron en zonas donde su presencia disminuía mucho ( $y = 80-100$  m), cerca del límite del bosque (Figs. 3 y 8). Los krummholz no produjeron ningún BE significativo basado en la variable densidad.

Destacan las fronteras detectadas utilizando de forma conjunta el grupo de variables estructurales porque aparece una “diagonal” en cuanto a la situación de los BEs, la posición de estos BEs debidos a variables estructurales aparece más abajo ( $y \approx 100$  m, altitud  $\approx 2105$  m) para individuos grandes (A, P y KM) y más arriba ( $y \approx 90$  m) para individuos menores en tamaño (S y SE), situándose los BEs aislados más elevados ( $y \approx 10$  m) para los krummholz (Fig. 8). Aparecen fronteras para las variables estructurales, ya sean de forma alargada y paralela a la pendiente para los individuos krummholz con pies verticales (KM) o sin una dirección preferencial tan clara para otros individuos verticales (A, S y SE; Fig. 8). Respecto al solapamiento entre BEs debidos a distintos conjuntos de variables, los individuos con pies arbustivos (K y KM) muestran muy pocos BEs solapados, mientras que los individuos verticales pequeños (S y SE) crearon solapamientos entre BEs debidos a la densidad y a cambios estructurales (cuadrados con cruz interior en la Fig. 8) y los grandes (A, P y S) produjeron solapamientos entre variables estructurales y cambios en el carácter policórmico (cuadrados con aspa interior en la Fig. 8) o incluso entre los tres tipos de variables (cuadrados negros y rellenos en la Fig. 8) como sucedió con los jóvenes (P).

## Cobertura de sustratos

Los sustratos más abundantes, excluyendo las cobertura por herbáceas y arbustos (49,76 p. 100 del total de los contactos) y por individuos de *P. uncinata* (presentes en el 24,59 p. 100 de los puntos muestreados, lo que representaría una cobertura de 1032,78 m<sup>2</sup> dentro de la parcela de 4200 m<sup>2</sup>) fueron, en orden decreciente: materia orgánica (46,50 p. 100), afloramientos rocosos (36,94 p. 100), y suelo desnudo (16,56 p. 100). Encontramos formando el sotobosque, individuos de *R. ferrugineum* y *Vaccinium myrtillus* combinados con elementos oromediterráneos y alpinos en los pas-



**Fig. 8.**—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 las Cutas, Ordesa. Los elementos de frontera se calcularon para las distintas clases de individuos (abreviaturas como en la Fig. 3) y para tres grupos de variables: densidad (cruces), variables estructurales combinadas —db, dbh, altura, radios de las copas, número máximo de cohortes de acículas— (cuadrados vacíos) y número y tipo (erectos o arbustivos) de pies vivos o muertos por cepa —carácter policórnico— (aspas). Los dos últimos grupos de variables se calcularon solamente para los individuos vivos, excluyendo los muertos (D). Los distintos símbolos son los elementos de frontera significativos para cada tipo de variables (cruz, cuadrado o aspa) 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 un cuadrado. Los cuadrados negros muestran la localización para los elementos de frontera de los tres tipos (densidad + estructura carácter policórnico) superpuestos para una determinada clase de individuos (p. ej. en el caso de los jóvenes, P). Las fronteras se consideran conjuntos de elementos de frontera contiguos que agrupen  $> 75$  % (porcentaje arbitrario) de todos los elementos de frontera para cada tipo de individuo y grupo de variables. Los rectángulos representan la parcela y la flecha lateral apunta pendiente arriba

*Spatial location of the significant ( $p < 0.01$ ) boundary elements (BEs) —10 % of the highest rates of change— in the subalpine forest-alpine pasture ecotone (Las Cutas, Ordesa). The BEs were calculated for the different classes of individuals (abbreviations as in Fig. 3) and considering three groups of variables: density (crosses), combined structural variables —db, dbh, height, crown radii, maximum number of needle cohorts— (empty squares) and number and type (shrubby or erect) of living or dead stems per multistemmed individual (sails). The last two types of variables were computed only for living individuals, excluding the dead individuals (D).*

*The different symbols are the significant BEs for each type of variables (cross, square, sail) or for the combinations if two types of BEs have overlapped locations. For example, a density BE overlapped with a structure BE is indicated as a cross overlapped with a square. The black filled squares show the location for overlapped BEs of the three types of variables (density + structure + multistemmed character) for a class of individuals (e. g., in the case of poles, P). The boundaries are considered sets of contiguous BEs grouping  $> 75$  % (arbitrary threshold) of all BEs for each type of individual and group of variables. The rectangles are the plot and the lateral arrow points upslope.*

tos como *S. caespitosa*, *Anthyllis montana*, *Leontopodium alpinum*, *Thymelaea nivalis*, *Poa alpina* y *F. gautieri*.

Descendiendo a lo largo del ecotono, se observan varios cambios evidentes: un descenso en sustratos rocosos e incrementos de la cobertura de pinos y de la presencia de materia orgánica, ya que en su mayoría procedía de acículas de pino caídas. Destaca la variación no lineal de los sustratos rocosos (función cuadrática,  $a = 9,54$ ,  $b = -0,15$ ,  $c = 0,001$ ,  $r^2 = 0,59$ ,  $n = 67$ ,  $p < 0,001$ ) y de la cobertura de *P. uncinata* (función exponencial,  $a = 0,70$ ,  $b = 0,02$ ,  $r^2 = 0,71$ ,  $n = 48$ ,  $p < 0,001$ ) al descender por el ecotono, aunque la cobertura de la materia orgánica podría describirse bien mediante una función lineal ( $a = 2,17$ ,  $b = 0,04$ ,  $r^2 = 0,44$ ,  $n = 68$ ,  $p < 0,001$ ; Fig. 9). Existe una coincidencia espacial a lo largo del ecotono entre el pico de abundancia de plántulas ( $y \approx 60$  m, altitud  $\approx 2115$  m) y valores altos de cobertura de herbáceas, y cierta proximidad entre densidades elevadas de krummholz y presencia de sustrato rocoso (Figs. 3 y 9). Las coberturas herbácea y rocosa disminuyeron al entrar en el bosque, posiblemente por el efecto del bosque evitando la entrada de luz y produciendo materia orgánica (Fig. 9, ver p. ej. zonas situadas en  $y > 110$  m).

Es interesante resaltar la correlación significativa pero negativa ( $r_s = -0,35$ ,  $n = 48$ ,  $p = 0,016$ ) entre los valores de cobertura de *P. uncinata*, que aumentan al descender, y las densidades de los individuos vivos de *P. uncinata* a lo largo del eje  $y$  (comparar Figs. 2, 3 y 9). Si consideramos la densidad como variable independiente y la cobertura como la dependiente (ambas medidas cada 2 m a lo largo del eje  $y$ ), la función exponencial (cobertura =  $a \cdot e^{(b \cdot \text{densidad})}$ ) explica la variación de los datos de distribución de *P. uncinata* vivos a lo largo del ecotono ( $a = 4,74$ ,  $b = -0,05$ ,  $r^2 = 0,19$ ,  $n = 48$ ,  $p < 0,01$ ).

También aparece heterogeneidad espacial a lo largo del eje perpendicular a la pendiente ( $x$ ), predominando los sustratos de materia orgánica, suelo desnudo y la cobertura de herbáceas en la mitad oriental de la parcela ( $x = 0-15$  m). El transecto central ( $x = 12$  m) mostró los valores más altos de afloramientos rocosos pero los más bajos de presencia de materia orgánica y cobertura de herbáceas y pinos.

Respecto a los valores de diversidad de sustratos según el índice de Shannon-Weaver ( $H$ , bits  $\cdot$  punto $^{-1}$ ), calculamos diversidades locales (Fig. 10) y espectros de diversidad siguiendo los transectos que descendían a lo largo del ecotono —valores crecientes de la coordenada  $y$ — (Fig. 11). Los mínimos de diversidad local por encima del límite del bosque (p. ej.  $y = 30-32$  m) se deben a la predominancia de sustratos rocosos y cobertura de vegetación, mientras que aquellos próximos al límite del bosque ( $y = 90-92$  m) son debidos a la abundancia de sotobosque y sustratos con materia orgánica y suelo desnudo (Fig. 9). Dentro del bosque ( $y > 115$  m), aparecen mínimos de diversidad debido a que en estos puntos el único sustrato es materia orgánica producida por los pinos (Fig. 9). Respecto a los máximos de diversidad local, son debidos a la presencia de varios sustratos y coberturas (pino, sotobosque, suelo, materia orgánica y roca) de forma casi equifrecuente (p. ej.  $y = 38-40$  m) o bien a la aparición de varios tipos de sustrato predominando ligeramente alguno (p. ej. pino, sotobosque y materia orgánica en  $y = 74-76$  m o pino y materia orgánica en  $y = 118-120$  m o  $y = 128-130$  m) (Fig. 9).

Los espectros mostraron formas rectangulares, tras alcanzar en los primeros metros un máximo de diversidad se observaron algunos altibajos comunes a todos los transectos (Fig. 11): ligeros incrementos de diversidad en torno a  $y = 0-20$  m,  $40-60$  m y  $80-100$  m (este

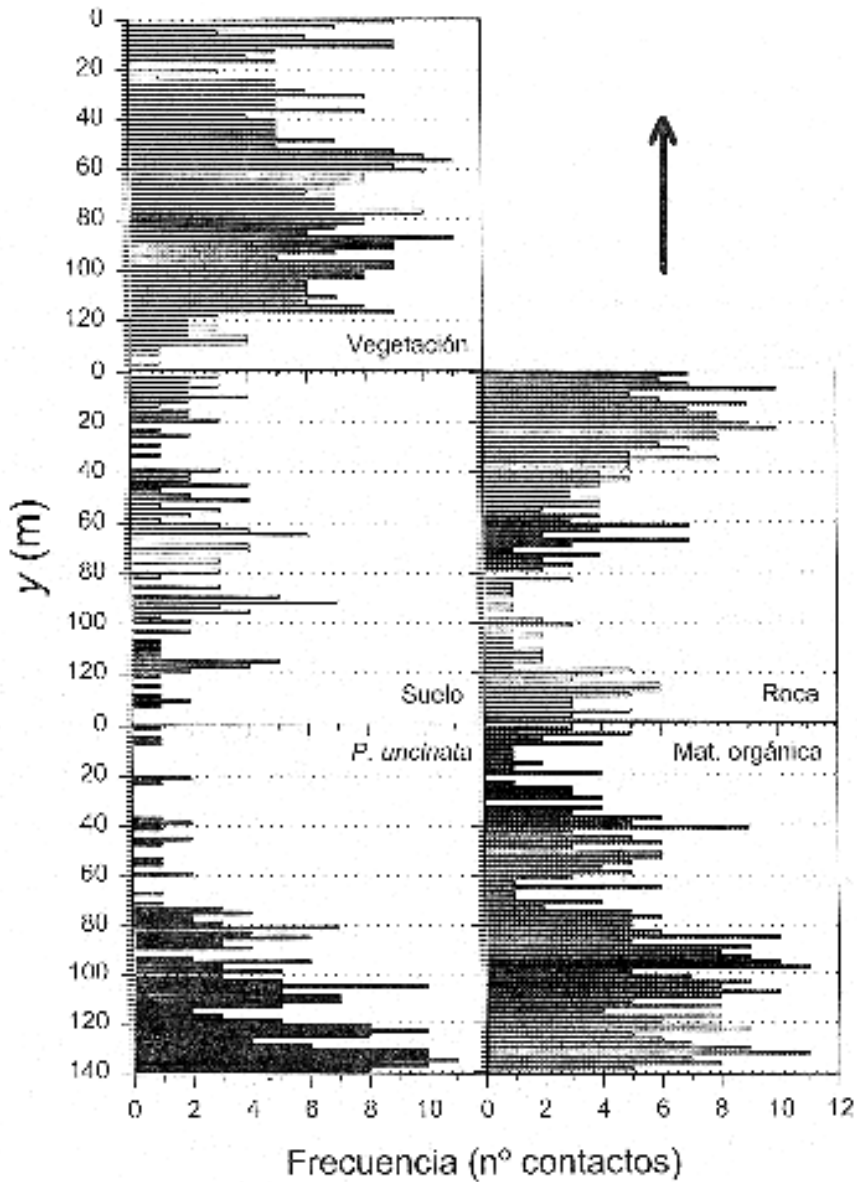
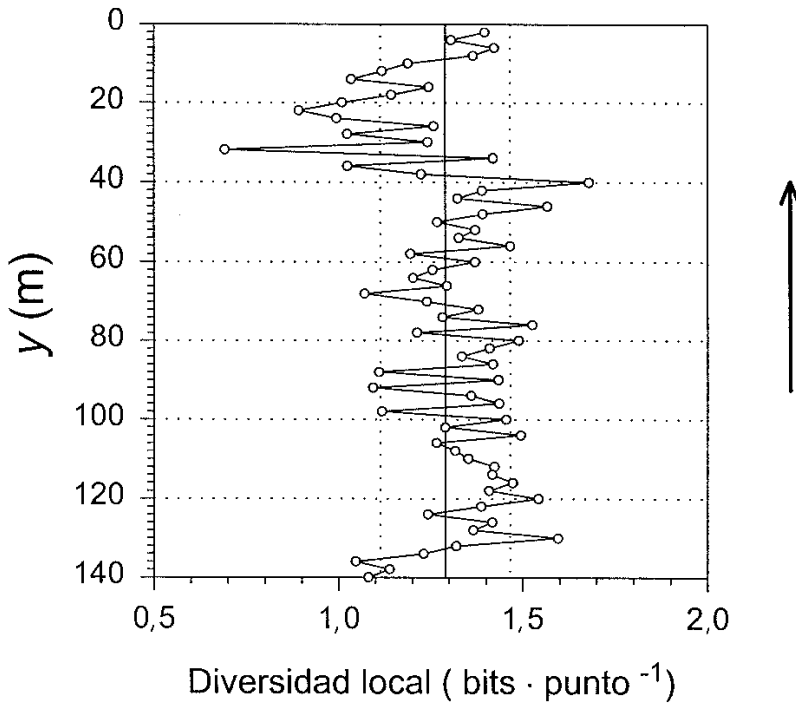


Fig. 9.—Frecuencia absoluta de presencia de distintos sustratos (suelo desnudo, roca y materia orgánica) y cobertura de *P. uncinata* y herbáceas-arbustos (vegetación). Se muestra el número de contactos cada 2 m, para el total de seis transectos que recorren la parcela a lo largo del eje paralelo a la pendiente (y). La flecha apunta pendiente arriba

Absolute frequency of the presence of different substrates (bare soil, rock and organic matter) and cover of *P. uncinata* and herbaceous and shrub species (vegetation). It is shown the number of contacts every 2 m for the 6 transects that cross the plot along the axis parallel to the slope (y). The arrow points upslope



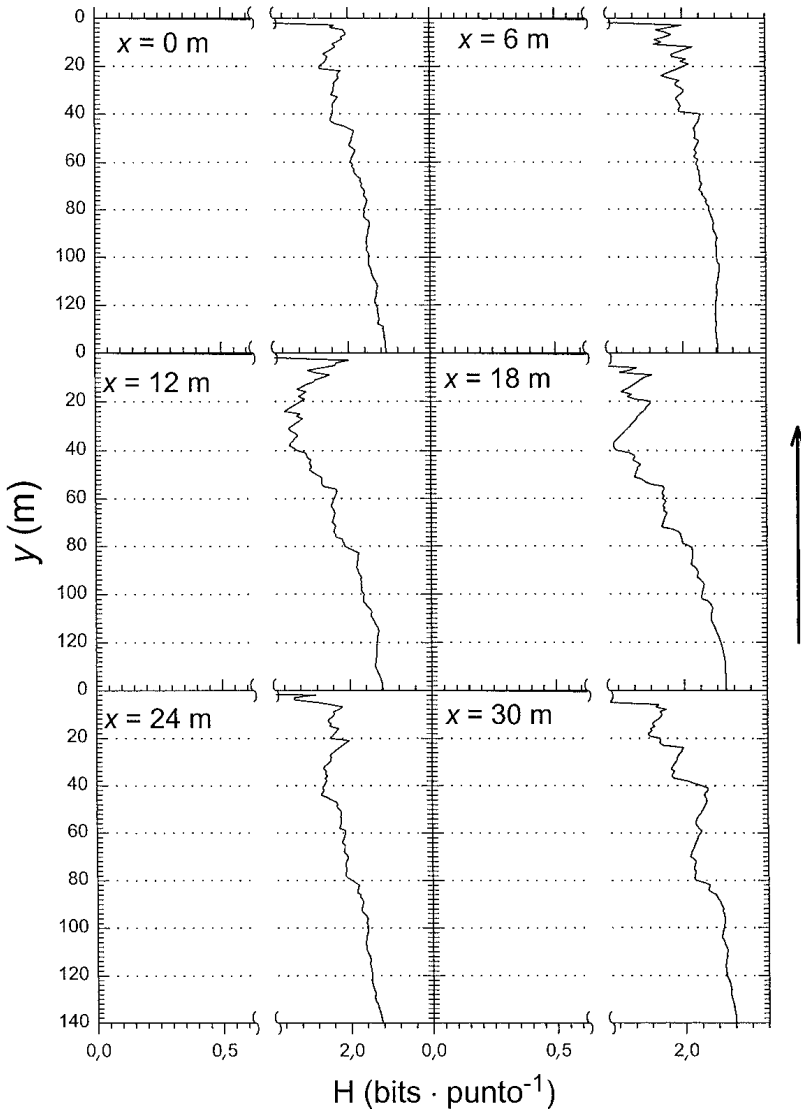
**Fig. 10.**—Diversidad local (índice de Shannon-Weaver, bits · punto<sup>-1</sup>) de los sustratos descendiendo a lo largo del ecotono pastos alpinos-bosque integrando los datos cada 2 m para el eje paralelo a la pendiente (y). Las líneas verticales continuas y discontinuas representan la media de todas las diversidades locales  $\pm 1$  SD (desviación estándar). La flecha apunta pendiente arriba

*Local diversity (Shannon-Weaver index, bits · point<sup>-1</sup>) of the substrates descending across the subalpine forest-alpine pasture ecotone computed every 2 m along the axis parallel to the slope (y) combining the data for all transects. The continuous and discontinuous vertical lines show the mean  $\pm 1$  SD values of diversity. The arrow points upslope*

último ascenso más acentuado en los transectos centrales). Estos tres picos de diversidad pueden identificarse como zonas donde todos los sustratos aparecen de forma bien distribuida, concretamente en los 20 m superiores predominan la cobertura vegetal y los sustratos rocosos, mientras que la materia orgánica era mayoritaria en zonas centrales ( $y = 40-60$  m) y el suelo, la materia orgánica (derivada sobre todo de acículas de pino), la vegetación del sotobosque y los individuos de *P. uncinata* abundaban en zonas inferiores ( $y = 80-100$  m) (Fig. 9).

### Ordenación y uso del espacio como covariable

Resultados preliminares de ordenaciones indirectas (CA) basadas en distribuciones unimodales de las abundancias de las clases de individuos mostraron la existencia de un gradiente claro en la distribución de los árboles a lo largo del ecotono (Figs. 2 y 3).



**Fig. 11.**—Diversidad de sustratos calculada usando el índice de Shannon-Weaver ( $H$ , bits · punto<sup>-1</sup>) descendiendo (valores crecientes de  $y$ , eje de la parcela paralelo a la pendiente) a lo largo del ecotono pastos alpinos-bosque en Las Cutas, Ordesa. La diversidad se calculó para seis transectos colocados cada 6 m a lo largo del eje perpendicular a la pendiente ( $x = 0, 6, 12, 18, 24$  y  $30$  m) y en los cuales se muestrearon puntos cada metro a lo largo de la pendiente. La flecha apunta pendiente arriba

*Diversity of substrates calculated using Shannon-Weaver index ( $H$ , bits · point<sup>-1</sup>) descending (greater values of  $y$ , plot axis parallel to the slope) across the subalpine forest-alpine pasture ecotone (Las Cutas, Ordesa). The diversity was computed for six transects located every 6 m along the axis perpendicular to the slope ( $x = 0, 6, 12, 18, 24$  and  $30$  m) where sampling points were taken every meter along the slope. The arrow points upslope.*

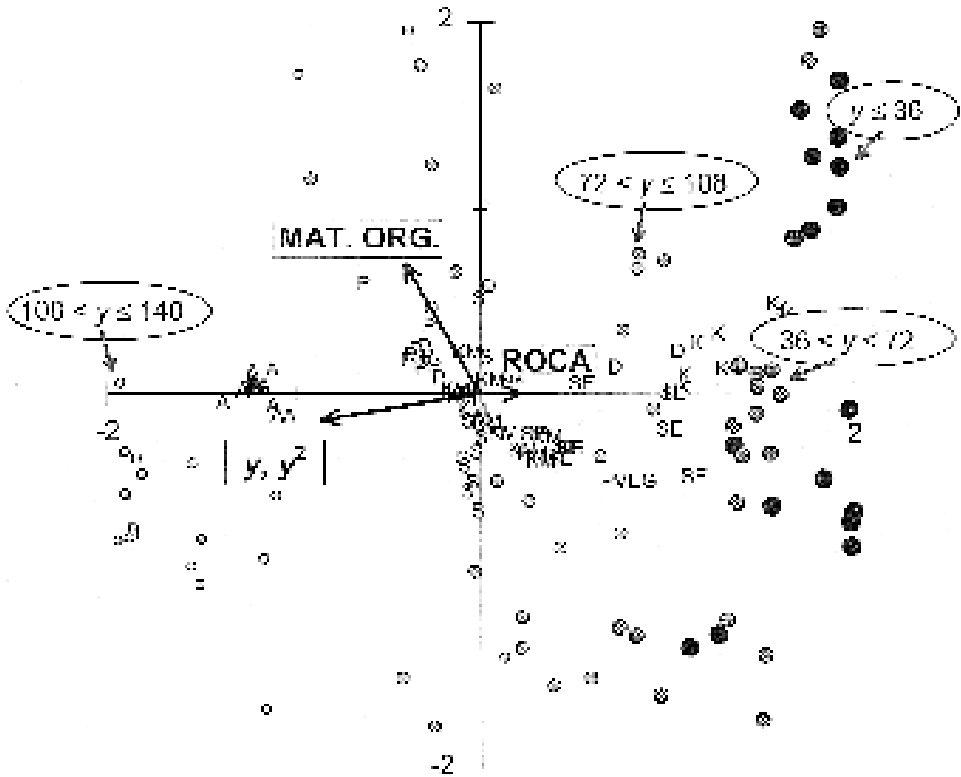


Obtuvimos los siguientes valores propios (*eigenvalues*,  $\lambda$ ) para los ejes I, II, III y IV:  $\lambda_1 = 0,75$ ,  $\lambda_2 = 0,70$ ,  $\lambda_3 = 0,51$  y  $\lambda_4 = 0,42$ . Estos valores indican una separación de las especies en los cuatro ejes. Utilizamos una matriz de variables dependientes que incluía las variables descriptoras de las distintas clases de árboles en la parcela (densidad, tamaño —db, dbh, altura, etc.— y número de pies por cepa). Así, el eje I de la CA separaba un grupo correspondiente a la zona superior del ecotono por encima del límite del árbol ( $y = 0-40$  m) donde aparecen las plántulas y los krummholz, el área dentro del bosque y el límite forestal ( $y = 90-140$  m) con individuos grandes y verticales (adultos) y una zona central o de transición con formas intermedias (krummholz con pies verticales) y otras más pequeñas que los adultos (jóvenes y vástagos) ( $y = 80 - 100$  m), mientras que el eje II segregaba las dos primeras zonas descritas respecto a la tercera zona.

Las variables abióticas (coordenadas o posición de los cuadrados en que subdividimos la parcela y tipos de sustratos) seleccionadas y significativas ( $p \leq 0,05$ ) en el DCCA fueron la altitud (posición en el eje paralelo a la pendiente,  $y$ ,  $y^2$ ) y la presencia de materia orgánica y afloramientos rocosos (Fig. 12). La posición a lo largo del ecotono estaba correlacionada positivamente con los individuos grandes (A y P en zonas de bosque o cerca de su límite) pero negativamente con los krummholz y plántulas que abundaban por encima de los límites del bosque y del árbol. La presencia de materia orgánica discriminó algo los jóvenes y vástagos, y estaba asociada a zonas inferiores del ecotono (Figs. 9 y 12). La presencia de cobertura rocosa afectaba, pero escasamente, a la aparición de individuos bajos (krummholz y plántulas). Los muertos abundaban entre las formas arbustivas (krummholz y krummholz con pies verticales) mientras que las plántulas aparecían próximas a los krummholz (Figs. 3 y 12).

Para realizar un CCA entre variables abióticas (sólo sustratos, excluyendo el espacio) y bióticas (variables de árboles y cobertura de vegetación), seleccionamos dos variables abióticas significativas ( $p \leq 0,05$ ): las coberturas de suelo y de materia orgánica. Este CCA mostró resultados similares al DCCA previo y cierta asociación entre la presencia de suelo desnudo y plántulas. La segregación espacial de los cuadrados en que subdividimos la parcela era muy evidente, tal como se aprecia al situarlos en el diagrama de ordenación (Fig. 12). Al utilizar la matriz espacial como covariable, formada por los términos significativos ( $p \leq 0,05$ ) de una regresión cúbica ( $x$ ,  $y$ ,  $x^2y$ ,  $y^2$ ,  $y^3$ ) obtenidos en un *forward selection* mediante CCA entre las matrices espacial (coordenadas según una regresión cúbica para los cuadrados) y biótica (árboles y cobertura de vegetación), pudimos descomponer la variabilidad en varios componentes independientes: puramente espacial (26,0 p. 100), puramente ambiental (3,2 p. 100), ambiental pero de origen espacial (9,1 p. 100) e indeterminado (61,7 p. 100). La varianza total explicada por el análisis alcanzó el 38,3 p. 100, destacando claramente el componente espacial. En otro límite forestal estudiado en el Tessó del Son (Lleida), este componente explicó sólo un 4,0 p. 100 de la variabilidad total. Esto indica la existencia de procesos en el ecotono muy relacionados con la posición espacial. La fracción indeterminada fue elevada señalando la necesidad de medir e incluir nuevas variables abióticas que expliquen mejor la distribución de los individuos de *P. uncinata* en el ecotono del límite del bosque.

Además, el empleo del espacio como covariable hace desaparecer drásticamente los gradientes debidos a la posición a lo largo del ecotono evidentes en el DCCA previo (Fig. 12). En el caso del nuevo DCCA, considerando el espacio como covariable (no mostrado), elevadas densidades de vástagos (S) y plántulas (SE) estaban asociadas al eje I, así como sustratos compuestos por suelo desnudo pero no por materia orgánica. El eje II estaba relacionado con la abundancia de plántulas e individuos krummholz.



**Fig. 12.**—Diagrama de ordenación basado en un DCCA (Análisis Canónico de Correspondencias sin tendencia) en el que se muestran: los vectores de las variables abióticas o independientes (en negro y dentro de recuadros: porcentaje de cobertura de sustrato como afloramiento rocoso —ROCA— o materia orgánica —MAT. ORG.— y posición a lo largo de la pendiente — $y$ ,  $y^2$ —, o sea elevación) respecto de los ejes principales I (horizontal) y II (vertical), la posición de las variables bióticas de densidad, estructura y forma de las clases de árboles en el diagrama (A, adultos; P, jóvenes; S, vástagos); SE, plántulas; K, krummholz; KM, krummholz con pies verticales; y D, muertos) y la posición de los 115 cuadrados de 36 m<sup>2</sup> (círculos en distinta intensidad de gris) en que subdividimos la parcela, agrupados en bandas de 36 m descendiendo por el eje paralelo a la pendiente ( $y$ ) y señaladas en el gráfico (p. ej.  $y \leq 36$ , etc.). También se indica la posición de la única variable biótica referida al sustrato, el porcentaje de cobertura de herbáceas y arbustos (PVEG). Tanto los ejes como las variables abióticas representadas son significativos ( $p \leq 0,05$ )

*Ordination diagram based in a DCCA (Detrended Canonical Correspondence Analysis) that shows: the vectors of independent or abiotic variables (in black and inside boxes: percent cover of rocky —ROCA— and organic matter substrates —MAT. ORG.— and position along the slope or elevation — $y$ ,  $y^2$ —) respect the main axes (I, horizontal and II, vertical); the position of the dependent or biotic variables (density, structure and form of *P. uncinata* classes: A, adults; P, poles; S, saplings; SE, seedlings; K, krummholz; KM, flagged krummholz; and D, dead individuals); and the position of the 115 36 m<sup>2</sup>-quadrats —sites— that form the plot (filled circles with different gray intensities), grouped in 36 m stripes descending along the axis parallel to the slope ( $y$ ) and shown in the figure (e. g.  $y \leq 36$ , etc.). It is also shown the position of the only biotic variable referred to the substrate-understorey, the percent cover of herbaceous and shrub species (PVEG). The axes and the abiotic variables were both significant ( $p \leq 0.05$ )*

## DISCUSION

En conexión con la capacidad de los krummholz para modificar su microambiente y dada la proximidad en el ecotono entre los máximos de abundancia de las formas krummholz y las plántulas, hemos demostrado cómo los individuos krummholz “atraen” significativamente a las plántulas a una distancia de  $\sim 2$  m (Figs. 3 y 5). Esto es un indicio, aunque no una prueba causal, de *facilitación* intraespecífica entre formas arbustivas tipo krummholz y la regeneración (Bertness, Callaway, 1994), ya que los krummholz pueden modificar su microambiente y el de las plántulas vecinas (Scott *et al.*, 1993), aumentando la supervivencia de las plántulas. Aunque existe atracción significativa entre krummholz y plántulas, nuestros datos de tamaño y estructura de las plántulas no bastan para confirmar que la presencia de krummholz vecinos mejora el crecimiento de las plántulas. Kullman (1983) ha descrito regeneración preferencial en torno a árboles viejos del límite del árbol en Suecia para *P. sylvestris*. Además, Noble (1980) demostró la existencia de interacciones positivas (facilitación) en el límite del árbol entre plántulas de *Eucalyptus* y matas de herbáceas: las plántulas crecían menos y peor al aumentar la altitud y/o al aumentar la distancia de las matas de herbáceas. Este posible efecto protector (*nurse effect*) entre individuos de igual o distinta especie ha sido típicamente descrito en medios duros y estresantes (tundra, zonas semiáridas, límite del árbol; Bertness y Callaway, 1994) y debería tenerse muy en cuenta para entender la reacción del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos ante variaciones climáticas.

La variación a lo largo del ecotono de varias características estructurales (altura y cobertura de *P. uncinata* entre otras) no fue lineal (Figs. 6 y 9). Esto refuerza la hipótesis sobre el carácter local del ecotono estudiado, ya que las condiciones locales ambientales (viento p. ej.) modifican y afectan a la forma de los árboles de forma no lineal al ascender por el ecotono. Ascender 10 m de altitud saliendo del límite del bosque no equivale a ascender los mismos metros en la zona de individuos arbustivos. Esta variación espacial se muestra en el ejemplo de la altura de los individuos vivos, que puede descomponerse en una tendencia a gran escala (los árboles disminuyen su altura al ascender por el ecotono) y otra variación espacial debida a los individuos más grandes (jóvenes y adultos sobre todo), próximos o ya dentro del bosque, los cuales forman manchas de altura similar y con un radio medio de  $\sim 18$  m (Figs. 6 y 7). Esta estructura espacial se asemeja a la descrita por Dutilleul, Legendre (1993) como un falso gradiente que posee heterogeneidad de varianzas (p. ej. la varianza de la altura en la zona de krummholz es muy distinta de la varianza dentro del bosque). Según estos autores, dicha estructura espacial resulta de procesos en los que predomina la autocorrelación espacial a pequeña escala (Legendre, 1993). En el ecotono estudiado, estos procesos pueden deberse a interacciones como la descrita entre krummholz y plántulas, dada la elevada autocorrelación hallada para estos individuos (Fig. 5). De nuevo aparece la idea sobre el carácter local del ecotono ya que la variación a gran escala no basta para explicar el gradiente de altura, existiendo cambios en los valores medios y en la varianza de las alturas al ascender por el ecotono. En cuanto a cuestiones metodológicas, los problemas planteados por la estacionaridad de los datos de altura aconsejan utilizar como funciones de estructura sólo semivariogramas o combinarlos con correlogramas (Dutilleul, Legendre, 1993).

Los cambios bruscos de densidad, tamaño y forma generan muchas zonas con tasas de cambio máximas significativas ( $p < 0,01$ ) o elementos de frontera para estas varia-

bles, considerando cada clase de individuos (Fig. 8). La heterogeneidad espacial de la densidad, tamaño y forma de los individuos impide que estos elementos de frontera se dispongan en el espacio de forma contigua formando fronteras, excepto la frontera alargada debida a las variables estructurales de los individuos *krummholz* con pies verticales (KM) y las formadas por otros individuos verticales (p. ej. adultos) para el mismo tipo de variables (Fig. 8). La densidad creó elementos de frontera significativos para los individuos cuya distribución era discontinua y cambiaba bruscamente a lo largo del ecotono (p. ej. los muertos), pero los que mostraban distribuciones continuas y cambios de densidad graduales no formaron elementos de frontera significativos (p. ej., los *krummholz*; Figs. 2 y 8). La densidad presentaría mucha más inercia como variable detectora de cambios y fronteras. Esta inercia se vería reforzada por la abundancia de individuos *krummholz*, los cuales cambian de forma de crecimiento en respuesta a cambios climáticos y, además, interaccionan espacialmente con otros individuos (plántulas).

En general, las variables estructurales fueron las más eficientes como detectoras de cambios en el ecotono (generadoras de fronteras o de grupos pequeños de elementos de frontera significativos —*subgraphs*—), lo que confirma la brusquedad de los cambios estructurales y la hipótesis sobre la condición local de este ecotono (Figs. 6 y 8). Este resultado confirma a las variables estructurales como aquellas con mayor sensibilidad a las condiciones ambientales (Lavoie, Payette, 1992). Los elementos de frontera significativos generados por las variables estructurales se dispusieron en diagonal. Los elementos de fronteras de las variables de individuos grandes (adultos p. ej.) se situaron en zonas inferiores (dentro del bosque o en su límite) y aquellos de las variables correspondiente a los individuos más pequeños (plántulas y vástagos) predominaron en áreas más elevadas (por encima del límite del bosque; Fig. 8). Esta diagonal responde básicamente a la situación secuencial ya descrita, con individuos progresivamente más grandes, verticales y unicórmicos al descender y aproximarnos al bosque (Fig. 3).

Se ha mostrado ya la distinta sensibilidad de diferentes variables de la vegetación (densidad, cobertura, presencia/ausencia) así como de especies o grupos de especies (p. ej. árboles y arbustos) distintos para detectar y delinear fronteras y ecotonos (Fortin, 1992; 1997). Una forma de comprobar si distintas variables o grupos de individuos o especies diferentes forman fronteras solapadas (coincidentes en el espacio) consiste en superponer las fronteras y elementos de frontera significativos generados por los individuos y variables seleccionados (Fig. 8). Sólo los jóvenes (P) produjeron el solapamiento de elementos de frontera significativos en cinco localizaciones por encima del límite del bosque (cuadrados negros en la Fig. 8). Este resultado muestra la escasa coincidencia espacial entre tasas de cambio detectadas usando tipos de individuos y variables diferentes. También apunta la necesidad de tratar cada grupo de variables de forma separada a la hora de investigar la detección de fronteras dentro del ecotono para después integrar la información derivada de cada grupo de variables.

Básicamente, al descender aumenta la cobertura de *P. uncinata*, aunque no su densidad ya que los árboles son más grandes, así como la presencia de materia orgánica (derivada de los pinos, sobre todo) mientras disminuye la presencia de afloramientos rocosos (Figs. 3 y 9). Estos cambios producen variaciones importantes en los valores de diversidad local de los sustratos y coberturas, que originan mínimos por encima del “cinturón de *krummholz*” o dentro del bosque, debido a la monótona abundancia de afloramientos rocosos y materia

orgánica en cada caso. Ciertos cambios de sustrato también se reflejan en los espectros de diversidad, como el paso, en torno a  $y = 40$  m, de la zona con predominancia de rocas y vegetación a la zona donde la materia orgánica abunda (Figs. 9, 10 y 11). De hecho, en otros estudios se han usado índices de diversidad para medir la aparición y desaparición de especies a lo largo de ecotonos y localizar zonas de cambio o fronteras de diversidad (Magurran, 1989). Los espectros de diversidad de sustratos, calculados descendiendo por el ecotono, muestran también cierta heterogeneidad espacial en el eje perpendicular a la pendiente (eje  $x$ , Fig. 11). Son espectros del tipo rectangular, alcanzan máximos de diversidad en pocos metros pero aumentan poco la diversidad al incrementar el tamaño de la muestra, indicando una baja “diversidad de diseño” para el ecotono muestreado (Margalef, 1957, 1974).

La ordenación de los sitios en que subdividimos la parcela resalta la disposición en secuencia de las clases de individuos de *P. uncinata* a lo largo del ecotono (Fig. 12). La posición espacial en el ecotono de cada individuo es muy importante para entender su relación con otros individuos y con el medio (p. ej. los tipos de sustratos, véase la proximidad entre los máximos de abundancia de plántulas y cobertura de vegetación, Figs. 3, 9 y 12). Así, mientras la materia orgánica abunda dentro del bosque, la presencia de individuos arbustivos (*krummholz*) parece estar relacionada con los sustratos rocosos de la zona por encima del límite del árbol. A este respecto, el volumen reducido de suelo en medios supraforestales (causa y consecuencia de la falta de bosque) y la baja temperatura del suelo en invierno por encima del límite del bosque son razones añadidas a las bajas temperaturas del aire para explicar el límite altitudinal de distribución de los árboles (Stevens, Fox, 1991).

Aunque van der Maarel (1976) considera el límite forestal altitudinal un caso de ecotono especial en el que las condiciones ambientales son extremas (*limes extremus*), podemos caracterizar el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos de Las Cutas como un *ecotono* (zona de tensión o estrés) en sentido estricto o *limes convergens* (van Leeuwen, 1966; van der Maarel, 1990). En el ecotono estudiado, los cambios estructurales son bruscos (Fig. 6) y producen fronteras (Fig. 8), dispuestas en una secuencia “ordenada” de individuos verticales, unicórmicos y cada vez más grandes al descender (o de individuos arbustivos, policórmicos y cada vez más pequeños, al ascender). Los cambios bruscos y no lineales de la estructura (p. ej. la altura) de los individuos de *P. uncinata* pueden explicarse por las condiciones extremas climáticas (bajas temperaturas, breve estación de crecimiento, fuertes vientos, poco espesor de nieve algunos inviernos, etc.), y por la interacción entre estas condiciones y los individuos de *P. uncinata* que pueden modificar, a su favor, el microambiente (p. ej. las condiciones de viento y nieve cambian mucho dentro y fuera del bosque) y mejorar así su nicho de regeneración (Grubb, 1977).

En teoría, una *ecoclina* sería más sensible y respondería de forma más rápida a cambios ambientales debido a que en ellas los cambios son graduales y de grano fino y suceden entre comunidades parecidas a lo largo de gradientes ambientales (van der Maarel, 1976, 1990). La secuencia de formas arbóreas más grandes próximas al bosque y abundantes *krummholz* arbustivos por encima del límite del bosque podría indicar una ascensión pasada del límite del bosque. Si las condiciones climáticas empeoraron tras esta ascensión, los individuos colonizadores podrían “aguantar” en su posición reduciendo la reproducción y pasando a formas de crecimiento más rentables y persistentes en condiciones adversas, como serían los individuos *krummholz*. El cambio de forma de cre-

cimiento es uno de los factores responsables de esta *inercia* del límite del árbol (Kullman, 1990), que forma parte de una respuesta asimétrica: los límites del árbol y del bosque pueden ascender en altitud de forma rápida en respuesta a un clima benigno pero, frente a un clima adverso, la respuesta puede ser débil o nula gracias a la versatilidad fenotípica de los individuos de estas poblaciones. No sólo esto, sino que la *localización espacial* de los individuos dentro del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos puede influir en la tasa de respuesta de cada individuo y del ecotono, incluso reduciendo los efectos negativos de condiciones climáticas adversas (Lloyd, 1996). Nosotros mostramos un ejemplo de este último proceso espacial, la atracción espacial entre individuos krummholz y plántulas podría aumentar la supervivencia de las plántulas protegiéndolas en condiciones adversas. Podríamos considerar de forma hipotética una posible mayor inercia del ecotono estudiado en Las Cutas, respecto a otros ecotonos bosque subalpino-pastos, frente a cambios climáticos debida a la brusquedad de los cambios estructurales y a la existencia de interacciones espaciales positivas entre individuos krummholz y plántulas que pueden amortiguar y modificar los efectos de los cambios ambientales. Sin embargo, el efecto opuesto es posible ya que los individuos krummholz pueden crear micrositios favorables para el establecimiento y aumentar así la sensibilidad del ecotono hacia los cambios climáticos. El tipo de interacción entre individuos o especies (facilitación frente a competición) y el tipo de cambio ambiental (empeoramiento o mejora del clima para la regeneración) determinarán la dirección de esta inercia. Hemos descrito aquí la relación entre *patrón espacial (estructura)* y *proceso temporal (dinámica)* y hemos intentado inferir algunos de los procesos temporales que los ecotonos recuerdan en su “memoria” espacial.

La necesidad de considerar variables estructurales (tamaño y forma) y demográficas (densidad) por separado no es estadística sino que surge de enfoques recientes sobre la dinámica del ecotono bosque subalpino-pastos dirigidos bien hacia aspectos demográficos (cambios de densidad; Kullman, 1979; Payette, Filion, 1985) o bien hacia cambios estructurales (crecimiento vertical, paso de forma arbustiva a arbórea o viceversa, etc.; Lavoie, Payette, 1992; Hessl, Baker, 1997). Ambos grupos de enfoques se complementan y los cambios demográficos y estructurales y su interacción pueden provocar ascensos de los límites del árbol y del bosque. Esta interacción se debe a la relación estrecha entre bosque o árbol y medio, ya que, en un medio tan adverso como el límite del bosque, el cambio de forma de un grupo de individuos (p. ej. su paso de forma krummholz a formas verticales unicórmicas) afecta al microambiente modificando el microclima (temperatura, humedad, nieve, viento, luz) y las condiciones del suelo, lo que influye sobre las posibilidades de colonización y regeneración por nuevas plántulas. Por ello, el ecotono pastos alpinos-bosque puede ser un sistema idóneo para estudiar interacciones positivas vegetales (Bertness, Callaway, 1994), ya sea entre individuos de distinta forma de crecimiento dentro de la misma especie (arbustivos y arbóreos) o bien de especies diferentes (Noble, 1980).

La secuencia “ordenada” de individuos a lo largo del ecotono (estructura espacial), la forma y el tamaño de los individuos reflejan procesos de colonización, retirada y posibles inercias a cambios climáticos. Futuros trabajos dendroecológicos deben poder reconstruir estos procesos temporales y explicar la acción de algunos de los mecanismos, como el clima, las perturbaciones y la interacción de estos con las poblaciones, que han generado el patrón descrito para el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos de Las Cutas, Ordesa.

## CONCLUSIONES

El ecotono estudiado muestra un predominio de individuos arbustivos y policórmicos (krummholz) por encima de los límites del árbol y del bosque. Los individuos krummholz muestran interacción espacial positiva con las plántulas. Las formas unicórmicas y erectas abundan en el bosque o cerca de su límite. El cambio estructural y espacial de las formas unicórmicas verticales (zona inferior del ecotono) a los individuos policórmicos arbustivos (zona superior del ecotono) es brusco lo que genera la aparición de fronteras. Las fronteras debidas a las variables estructurales de los árboles se disponen en diagonal (en áreas inferiores para los individuos unicórmicos-verticales y en las superiores para los krummholz, respectivamente). Los individuos krummholz aparecen asociados a sustratos rocosos, que aumentan al alejarnos del bosque. Los individuos krummholz pueden proteger a las plántulas frente a las condiciones climáticas limitantes del ecotono (temperaturas bajas, vientos intensos, escasa protección nival). La interacción nieve-viento puede explicar la localización del ecotono estudiado que puede considerarse un límite del bosque local.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de un informe para el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, cuyo personal y dirección nos prestaron apoyo y concedieron los permisos necesarios. Muchas gracias a la Dra. M.-J. Fortín por introducirnos al cálculo de fronteras en dos dimensiones. Gracias por su colaboración en el muestreo a: A. Bernat, E. Muntán, M. Ribas y R. Romano. Gracias al Dr. R. P. Duncan por permitirnos amablemente usar sus programas (1995). Gracias por la ayuda prestada a: Jesús (el guarda forestal), J. Bas, M. Etxebarria y E. Gil Pelegrín. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia a través de un proyecto CICyT (AMB95-0160) y una beca F.P.I. al primer autor (AP93 72784356).

## SUMMARY

### **Spatial pattern of a subalpine forest-alpine pasture ecotone (Las Cutas, Ordesa, Central Pyrenees)**

We describe the spatial pattern of a subalpine forest-alpine pasture ecotone in the Central Pyrenees, that includes altitudinal timberline and treeline, and it is dominated by *Pinus uncinata* Ram. A rectangular (30 x 140 m) plot was located crossing the ecotone with its longest side parallel to the slope. We measured for each *P. uncinata* individual inside the plot: location (coordinates  $x, y$ ), and structure (e. g. height) and growth form variables (number and type —living or dead, vertical or shrubby— of stems per individual). *P. uncinata* individuals were classified according to their size (adults, poles, saplings and seedlings) and growth form (krummholz —shrubby and multistemmed individuals— and krummholz with vertical stems). We described quantitatively the type of substrate (bare soil, organic matter, gravel and rock) and cover of herbs, shrubs and *P. uncinata* using transects parallel to the slope. The ecotone structure was described through: (1) point pattern (Ripley's  $K$ ) and (2) surface pattern analyses (spatial correlograms of height); (3) the detection and description of boundaries using density, size or growth form variables; (4) the synthesis of variations of presence and diversity of substrates and herbs and shrubs; and (5) the ordination of quadrats (the plot was previously subdivided into 115 6 x 6 m quadrats), according to their spatial position in the ecotone, the type of substrate, the cover of herbs and shrubs and the number, size and growth form of *P. uncinata* individuals. Most *P. uncinata* living individuals were krummholz, located above the timberline. Krummholz individuals showed significant and positive spatial interaction with seedlings. Bigger, vertical and unstemmed individuals predominated in the lower area of the ecotone, in the forest. The change of height with increasing elevation was abrupt and masked an underlying pattern of patches of trees with similar height in the forest. The structure variables were more sen-

sitive because they produced a greater number of boundaries. These boundaries were arranged forming a “diagonal” (in the lower and upper areas of the ecotone for big and small individuals, respectively) because of the sequential location of progressively bigger unstemmed individuals descending across the ecotone. The shrubby individuals were associated with rocky substrates, that decreased in the forest, where organic matter predominated. The snow-wind interaction can explain the location of the studied timberline that could be considered a local phenomenon. Krummholz can buffer seedlings against the harsh climatic conditions of this ecotone (strong wind, reduced snowpack, low temperature). The spatial location of the different classes of individuals, the spatial interaction between seedlings and krummholz individuals, and changes of growth form (from shrubby to vertical growth form or vice versa) can cause some inertia in the response of ecotone *P. uncinata* populations to environmental changes.

**KEY WORDS:** Ecotone  
 Treeline and timberline  
*Pinus uncinata*  
 Point and Surface pattern analyses  
 Boundary detection  
 Ordination.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ARSENEAULT D., PAYETTE S., 1992. A postfire shift from lichen-spruce to lichen-tundra vegetation at tree line. *Ecology*, 73: 1067-1081.
- BALCELLS E., GIL PELEGRIN E., 1992. Consideraciones fenológicas de las biocenosis de altitud en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, acompañadas y apoyadas mediante estudio preliminar de los datos meteorológicos obtenidos desde 1981 a 1989 en el observatorio de Góriz. *Lucas Mallada*, 4: 71-162.
- BARBOUR M. G., BURK J. H., PITTS W. D., 1987. *Terrestrial Plant Ecology*. The Benjamin Cummings Publ. Co., Menlo Park-California, 604 pp.
- BARBUJANI G., ODEN N. L., SOKAL R. R., 1989. Detecting regions of abrupt change in maps of biological variables. *Systematic Zoology*, 38: 376-389.
- BERTNESS M. D., CALLAWAY R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 191-193.
- BESAG J., 1977. Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society*, B39: 193-195.
- BORCARD D., LEGENDRE P., 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Environmental and Ecological Statistics*, 1: 37-61.
- BORCARD D., LEGENDRE P., DRAPEAU P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045-1055.
- BOSCH O., GINÉ L., RAMADORI E. D., BERNAT A., GUTIERREZ E., 1992. Disturbance, age and size structure in stands of *Pinus uncinata* Ram. *Pirineos*, 140: 5-14.
- BRODIE C., HOULLE G., FORTIN M.-J., 1995. Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Québec reconstructed from spatial analyses. *Journal of Ecology*, 83: 309-320.
- 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.
- CAMARERO J. J., GUTIERREZ, E., 1999. Estructura del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales), *Pirineos*, (en prensa).
- CAMARERO L., MASQUE P., DEVOS W., ANI-RIGOLTA J., CATALAN J., MOOR H. C., PLA S., SANCHEZ A., 1998. Historical variations in lead fluxes in the Pyrenees (NE Spain) from a dated lake sediment core. *Water, Air and Soil Pollution* (en prensa).
- CANTEGREL R., 1983. Le Pin à crochets pyrénéen: biologie, biochimie, sylviculture. *Acta Biologica Montana* 2-3: 87-330.
- CANTEGREL R., 1987. Productivité ligneuse et organisation des marges forestières à *Pinus uncinata* Ram. en Pyrénées Occidentales. *Pirineos* 130: 3-27.
- CEBALLOS Y FERNANDEZ DE CORDOBA, L., RUIZ DE LA TORRE, J., 1979. *Arboles y Arbustos de la España Peninsular*. Ed. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, 512 p.
- CLIFF A. D., ORD J. K., 1981. *Spatial processes: models and applications*. Pion Limited, London, 266 pp.
- CRESSIE N. A. C., 1993. *Statistics for spatial data*. J. Wiley & Sons, New York, 900 pp.



- CHOCARRO C., FANLO R., FILLAT F., MARIN P., 1990. Historical evolution of natural resource use in the Central Pyrenees of Spain. *Mountain Research and Development*, 10 (3): 257-265.
- DIAZ H. F., BRADLEY R. S., 1997. Temperature variations during the last century at high elevations. *Climatic Change*, 36: 253-279.
- DIGGLE P. J., 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London, 148 pp.
- 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:  $K(t)$  (univariate) analysis,  $K_{12}(t)$  (bivariate) analysis and calculation of Moran's  $I$  coefficient (updated version). Dept. Plant Science, Lincoln University, 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.
- EARLE C. J., 1993. Forest dynamics in a forest-tundra ecotone, Medicine Bow Mountains, Wyoming. Dissertation. University of Washington, Seattle, Washington, USA.
- FORTIN M.-J., 1992. Detection of ecotones: definition and scaling factors. PhD Thesis, Dept. of Ecology and Evolution, New York: State Univ, New York, 111 p.
- 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.
- GARCÍA RUIZ J. M., LASANTA MARTÍNEZ T., 1990. Land-use changes in the Spanish Pyrenees. *Mountain Research and Development*, 10 (3): 267-279.
- 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.
- GRUBB P. J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 52: 107-145.
- 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.
- HANSEN A., DI CASTRI F. (eds.), 1992. *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer-Verlag, New York, 395 pp.
- HESSL A. E., BAKER W. L., 1997. Spruce-fir growth form changes in the forest-tundra ecotone of Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Ecography*, 20: 356-367.
- HOUGHTON J. T., MEIRA FILHO L. G., CALLANDER B. A., HARRIS N., KATTENBERG A., MASKELL K. (eds.), 1996. *Climate change 1995: the science of climate change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 572 pp.
- HUNTLEY B., BIRKS H. J. B., 1983. *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13000 Years Ago*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 667 pp.
- HUSTICH I., 1979. Ecological concepts and biogeographical zonation in the North: the need for a generally accepted terminology. *Holarctic Ecology*, 2: 208-217.
- ISAACS E. H., SRIVASTAVA R. M., 1989. *An Introduction to Applied Geostatistics*. Oxford Univ. Press, Oxford-New York, 561 pp.
- 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., 1983. Short-term population trends of isolated tree-limit stands of *Pinus sylvestris* L. in central Sweden. *Arctic and Alpine Research*, 15: 369-382.
- KULLMAN L., 1990. Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review. *Norsk Geogr. Tidsskr.*, 44: 103-116.
- KULLMAN L., 1991. Structural change in a subalpine birch woodland in North Sweden during the past century. *Journal of Biogeography*, 18: 53-62.
- KUULUVAINEN T., PENTTINEN A., LEINONEN K., NYGREN M., 1996. Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from boreal spruce forest in Southern Finland. *Silva Fennica*, 30: 315-328.
- LAVOIE C., PAYETTE S., 1992. Black spruce growth forms as a record of a changing winter environment at tree line, Québec, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 24: 40-49.
- LEGENDRE P., 1990. Quantitative methods and biogeographic analysis. En: Garbary D. J., South G. R. (eds.), *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, pp. 9-34.
- 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, 3. Elsevier Sc. Publ. Co., Amsterdam, 419 pp.
- LÉGÈRE A., PAYETTE S., 1981. Ecology of a black spruce (*Picea mariana*) clonal population in the hemiarctic zone, northern Quebec: population dynamics and spatial development. *Arctic and Alpine Research*, 13: 261-276.
- LLOYD A. H., 1996. Patterns and Processes of Treeline 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, 184 pp.
- MAGURRAN A. E., 1989. Diversidad ecológica y su medición. *Vedrà*, Barcelona, 200 pp.
- MARGALEF R., 1957. La teoría de la información en ecología. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 3ª época - Núm. 661, Vol. XXXII (13): 373-449.
- MARGALEF R., 1974. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona, 951 pp.
- MARGALEF R., 1997. Our biosphere. Excellence in Ecology, nº 10. Ed. Ecology Institute, Oldendorf-Luhe, Germany, 176 pp.
- NOBLE I. R., 1980. Interactions between tussock grass (*Poa* spp.) and *Eucalyptus pauciflora* seedlings near treeline in South-Eastern Australia. *Oecologia*, 45: 350-353.
- ØKLAND R. H., 1996. Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies? *Journal of Vegetation Science*, 7: 289-292.
- PALMER M. W., 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74: 2215-2230.
- PAYETTE S., FILION L., 1985. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research*, 15: 241-251.
- PAYETTE S., LAVOIE C., 1994. The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes. *Environmental Review*, 2: 78-90.
- RÍOS L. M., LANAJA J. M., FRUTOS E., 1982. Mapa geológico de España. E. 1: 50000. Hoja 178 (Broto). Ed. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 60 pp.
- RIPLEY B. D., 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society, B39*: 172-212.
- RIPLEY B. D., 1981. *Spatial statistics*. J. Wiley & Sons, New York, 252 pp.
- ROCHFORT R. M., LITTLE R. L., WOODWARD A., PETERSON, D. L., 1994. Changes in sub-alpine tree distribution in western North America: a review of climatic and other causal factors. *The Holocene*, 4: 89-100.
- SCOTT P. A., HANSELL R. I. C., ERICKSON W. R., 1993. Influences of wind and snow on Northern tree-line environments at Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic*, 46: 316-323.
- SCOTT P. A., HANSELL R. I. C., FAYLE D. C. F., 1987. Establishment of white spruce populations and responses to climatic change at the tree line, Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 19: 45-51.
- SHANNON C. E., WEAVER W., 1949. *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press, Urbana, USA, 125 pp.
- SOKAL R. R., ODEN N. L., 1978. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society* 10: 199-228.
- SOKAL R. R., ROHLF F. J., 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman & Co., New York, 887 pp.
- SOKAL R. R., THOMSON J. D., 1987. Applications of spatial autocorrelation in ecology. In: *Developments in numerical ecology*. Legendre P., Legendre L., eds., NATO ASI Series, Vol. G14. Springer-Verlag, Berlin, pp. 431-466.
- SOUTADÉ G., BAUDIÈRE A., BÉCAT J. (eds.), 1982. La limite supérieure de la forêt et sa valeur de seuil. Ed. Terra Nostra, Prada de Conflent, 174 pp.
- STEVENS G. C., FOX J. F., 1991. The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 177-191.
- 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, Wageningen, The Netherlands, 95 pp.
- 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. En: Jongman R. H. G., ter Braak C. J. F., Van Tongeren O. F. R. (eds.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 91-174.
- TILMAN D., KAREIVA P. (eds.), 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, USA, 368 pp.

- TRANQUILLINI W., 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. Springer-Verlag, Berlin, 137 pp.
- UPTON G. J. G., FINGLETON B., 1985. Spatial data analysis by example. Vol. 1: Point pattern and quantitative data. J. Wiley & Sons, London, 410 p.
- VAN DER MAAREL E., 1976. On the establishment of plant community boundaries. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 89: 415-443.
- VAN DER MAAREL E., 1990. Ecotones and ecoclines are different. Journal of Vegetation Science, 1: 135-138.
- VAN LEEUWEN C. G., 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia, 15: 25-46.
- VILLAR L., BENITO ALONSO J. L., 1994. Esquema de la vegetación del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, más su zona periférica. Lucas Mallada, 6: 235-273.
- WARDLE, P. 1971. An explanation for alpine timberline. New Zealand Journal of Botany, 9: 371-402.
- WEISBERG P. J., BAKER W. L., 1995. Spatial variation in tree regeneration in the forest-tundra ecotone, Rocky Mountain National Park, Colorado. Canadian Journal of Forest Research, 25: 1326-1339.
- WOMBLE W. H., 1951. Differential systematics. Science, 114: 315-322.