

ESTRUCTURA ESPACIAL DE UN ECOTONO BOSQUE SUBALPINO-PASTOS ALPINOS EN LOS ESTANYS DE LA PERA (Pirineos Orientales) FORMADO POR MANCHAS DE ÁRBOLES

JESÚS JULIO CAMARERO* Y EMILIA GUTIÉRREZ*

RESUMEN

Se describe la estructura y el patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos dominado por *Pinus uncinata* Ram. (Pirineos Orientales, Cerdanya, Estanys de la Pera). La historia de perturbaciones de la zona sugiere que el patrón espacial del ecotono puede haber sido afectado recientemente por el pastoreo. Se situó una parcela rectangular (30 x 100 m) cruzando el ecotono con su lado mayor paralelo a la pendiente. Para cada individuo de *P. uncinata* dentro de la parcela se midió: su localización (coordenadas x, y), y diversas variables estructurales (diámetros basal y a 1,3 m de altura, altura, radios de las copas, número de cohortes de acículas, edad estimada –número de internodos del tronco). Los individuos vivos de *P. uncinata* se clasificaron según su tamaño (adultos, jóvenes, vástagos y plántulas) y forma de crecimiento (krummholz –individuos arbustivos policórmicos–). Se describieron cuantitativamente el tipo de sustrato (roca, materia orgánica, suelo) y la cobertura de herbáceas, arbustos y *P. uncinata* usando transectos paralelos a la pendiente. La estructura del ecotono se describió mediante: (i) los análisis del patrón de puntos (K de Ripley, casos uni- y bivalente) y (ii) del patrón de superficies (correlogramas omni- y unidireccionales de Moran). El ecotono estudiado mostró una distribución de individuos de *P. uncinata* en agregados, predominando los vástagos. Los análisis espaciales mostraron la existencia y el tamaño de agregados con valores similares para ciertas variables de los árboles situados dentro del bosque (p. ej. 8-10 m para la edad estimada). La edad estimada de los individuos jóvenes (60 años <) estaba positivamente correlacionada con la altura y el diámetro basal. La regeneración reciente presentó dos máximos (1965-67, 1973-77). Apareció una posible cohorte de individuos más viejos (1941-57). A partir de 1975, la regeneración declinó de forma exponencial. El establecimiento se vio favorecido por primaveras cálidas durante el año de germinación.

La comunidad arbustiva-herbácea del ecotono estaba dominada por *Festuca* spp. y *Juniperus communis* subsp. *alpina*. Los sustratos rocosos y con materia orgánica fueron los más abundantes. No se detectó ninguna estructura espacial en la riqueza de especies arbustivas y herbáceas, a diferencia de otros dos ecotonos similares (Ordesa, Tessó), pero no sometidos a perturbaciones humanas recientes, que mostraron una mayor riqueza y una tendencia a disminuir al acercarnos al bosque. En el caso del Tessó, esta tendencia tenía impuesta otra estructura espacial en manchas de similar valor de riqueza. En el ecotono estudiado, la dominancia de las especies arbustivas y herbáceas, y los sustratos cambiaron en función de la posición del límite del bosque y de la cobertura y el número de individuos de *P. uncinata* predominantes (p. ej. los sustratos con materia orgánica dominan bajo los agregados y en el bosque). Esta variación espacial y la falta de una tendencia clara en la disminución del número de especies al acercarnos al

* Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona. Catalunya, España.

Recibido: 22/03/99.

Aceptado: 14/07/99.

bosque sugiere la importancia de los agregados de árboles sobre la comunidad arbustiva-herbácea y/o la influencia de perturbaciones locales recientes. La influencia de los agregados sobre su microambiente y la existencia de perturbaciones locales deben considerarse para entender las respuestas de los ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos al cambio global. Las perturbaciones humanas locales recientes (p. ej. incendios) pueden crear la estructura en agregados que después actúan como lugares favorables para la recolonización.

Palabras clave: agregados de árboles, patrón espacial, regeneración, establecimiento, clima, sotobosque.

SUMMARY

We describe the structure and spatial pattern of a subalpine forest-alpine pasture ecotone dominated by *Pinus uncinata* Ram. (Eastern Pyrenees, Cerdanya, Estanys de la Pera). The disturbance history of the study area suggests an ecotone pattern affected by local and recent disturbances (e. g. grazing). A rectangular plot (30 x 100 m) was located crossing the ecotone with its longest side parallel to the slope. We measured the location (x and y coordinates) and several structural variables (basal diameter, diameter at breast height, height, crown radii, number of needle age-classes, estimated age –number of internodes in the stem) for each *P. uncinata* individual within the plot. *P. uncinata* living individuals were classified according to their size (adults, poles, saplings and seedlings) and growth-form (krummholz –shrubby multistemmed individuals). The type of substrate (rock, organic matter, soil) and cover of *P. uncinata*, shrubs and herbaceous plants were described quantitatively using transects parallel to the slope. The ecotone structure was described through: (i) point pattern (Ripley's K , bi- and univariate cases) and (ii) surface pattern analyses (omni- and unidirectional Moran correlograms). The studied ecotone showed a distribution of *P. uncinata* individuals aggregated in patches, the saplings being predominant. These spatial analyses indicated the size of these tree patches for several variables measured for trees located in the forest (e. g. 8-10 m for the estimated age). The estimated age of young individuals (60 years <) was positively related with height and basal diameter. The regeneration showed two maxima (1965-67, 1973-77). A potential age-class of older individuals was also present (1941-57). Since 1975, the regeneration has decreased exponentially. The establishment was favoured by warm springs during germination years.

The shrubby-herbaceous community of the ecotone was dominated by *Festuca* spp. and *Juniperus communis* subsp. *alpina*. The dominant substrates were rocks and organic matter. No evident spatial structure for the richness of shrub and herbaceous species was found. However, two similar undisturbed ecotones (Ordesa, Tessó) showed a greater species richness, and a linear trend of decreasing richness approaching the forest. In the case of Tessó, there was a patchy spatial structure of species richness imposed over the linear trend. In the studied ecotone, the dominance of the shrubby-herbaceous species and the type of substrates changed across the ecotone depending on the timberline location, and the cover and number of dominant *P. uncinata* individuals (e. g. the substrates formed by organic matter dominated under the tree patches and in the forest). This spatial variability and the absence of a clear trend of decreasing species richness approaching the forest suggest the influence of tree patches on the shrubby-herbaceous community and/or the influence of local and recent disturbances. The influence of tree patches on their micro-environment and the existence of local disturbances should be considered to understand the responses of subalpine forest-alpine pasture ecotones to global change. The local recent human disturbances (e. g. fires) can form the tree patches, than can act later as favorable sites for recolonization.

Key words: tree patches, spatial pattern, regeneration, establishment, climate, understory.

INTRODUCCIÓN

Las evidencias sobre un cambio global (cambio climático, modificación de usos del terreno, alteraciones de ciclos biogeoquímicos) debido a efectos antropogénicos son múltiples (HOUGHTON *et al.*, 1996). Sin embargo, los efectos de este cambio sobre las comunidades no están aún bien descritos, en parte por falta de datos y un desconocimiento de la autoecología de muchas especies. Los efectos de este cambio sobre las poblaciones se han estudiado bastante en los ecotonos, por considerarse sistemas sensibles, fiables y de rápida respuesta (HANSEN & DI CASTRI, 1992). En cuanto a las poblaciones de árboles, el límite altitudinal o latitudinal del árbol se ha considerado un ecotono capaz de detectar la respuesta de estas poblaciones (cambios de crecimiento radial o vertical, mayor establecimiento de plántulas, cambios de forma de crecimiento de arbustiva a arbórea, etc.) frente a cambios climáticos o de otro tipo, sean pasados o presentes (BRUBAKER, 1986; KULLMAN, 1990; PAYETTE & LAVOIE, 1994; ROCHEFORT *et al.*, 1994). Existen también evidencias de que cambios recientes, sean climáticos o de usos del terreno, se han producido en los Pirineos. Durante el siglo XX, zonas elevadas de los Pirineos, como de otras cordilleras, han registrado aumentos de la temperatura mínima diaria del orden de 1-2 °C (BÜCHER & DESSENS, 1991; DÍAZ & BRADLEY, 1997). Este componente del cambio climático se superpone a grandes modificaciones del paisaje y los usos del terreno, por ejemplo el descenso de la presión ganadera antes ejercida por grandes rebaños transhumanes (CHOCARRO *et al.*, 1990; GARCÍA RUIZ & LASANTA MARTÍNEZ, 1990).

Un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos comprende los límites altitudinales del bosque subalpino continuo (*timberline*, *forest limit*) y del árbol (*treeline*), los cuales vienen definidos por lo que se considere un árbol, normalmente un individuo leñoso vertical con una altura mínima de 2 m (KULLMAN, 1979). Por encima del límite del árbol, existe el límite de la especie (*tree-species line*) donde aparecen formas arbustivas achaparradas y policórmicas con copas asimétricas y extendidas horizontalmente (*krumm-*

holz). Las islas de árboles son habituales por encima del bosque y suelen estar restringidas a zonas rocosas de topografía convexa donde la fusión de la nieve no produce encharcamiento en primavera. El área entre los límites del bosque y de la especie corresponde a la zona de tensión (*Kampfzone*) descrita por las escuelas europeas y en este trabajo se denomina ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (ver descripciones similares por HUSTICH, 1979; WARDLE, 1974). El límite del árbol se ha considerado como un límite fisiológico donde se alcanza un balance neto de carbono nulo y donde las formas arbustivas están favorecidas por su baja estatura y su mayor acoplamiento térmico con la temperatura del aire próximo al suelo (también se considera la mayor abrasión de los ejes verticales que crecen por encima de la capa de nieve que actúa como protector invernal) (WARDLE, 1971; TRANQUILLINI, 1979; GRACE, 1989; STEVENS & FOX, 1991). El enfoque de este trabajo considera los límites del bosque y del árbol como el resultado del balance entre procesos de establecimiento y mortalidad, más que como un límite determinado por el balance de carbono, ya que esta última aproximación está muy limitada por las condiciones peculiares de crecimiento de las formas *krummholz* y por daños debidos a los efectos abrasivos del viento que afectan al balance de carbono (CAIRNS & MALANSON, 1998).

Existe actualmente la tendencia a considerar los límites altitudinales del árbol como zonas poco sensibles al cambio climático dada su lenta tasa de ascensión, la capacidad de los árboles y formas arbustivas de interactuar y modificar su propio medioambiente (p. ej. la distinta acumulación de nieve y materia orgánica por parte de los *krummholz* frente a formas arbóreas) produciendo procesos de retroalimentación positiva planta-medio (*positive-feedback switches*, WILSON & AGNEW, 1992) y la impredecibilidad de las perturbaciones que producen descensos de este límite (p. ej. incendios o avalanchas de nieve) (SLATYER & NOBLE, 1992; NOBLE, 1993). A estos enfoques se ha de añadir cierta inercia (*treeline inertia*, KULLMAN, 1979; 1990) debida a la gran longevidad de los árboles y a su capacidad de reproducción vegetativa y de mantenimien-

to. Una plántula pudo afrontar un clima completamente distinto del que encuentra cuando es un adulto de varios siglos de edad o bien un krummholz, y en todos estos casos cada forma de crecimiento o clase de edad difiere en su respuesta frente a la variabilidad climática, mostrando distintas tasas de mortalidad (en teoría mayores al disminuir la edad).

Nuestro principal objetivo es la descripción detallada del patrón espacial del ecotono, con lo que se pretende inferir algunos de los procesos responsables de este patrón (LEGENDRE & FORTIN, 1989), los cuales podrían ser confirmados por futuros estudios dendroecológicos que consideren la variabilidad temporal del ecotono. La estructura descrita incluye la variación en número, tamaño y edad de los árboles así como los cambios espaciales de diversidad de las comunidades arbustiva y herbácea. Se considera que esta descripción permitirá cuantificar la utilidad de estos ecotonos como monitores de las respuestas de las poblaciones de árboles frente al cambio climático y profundizar en la relación patrón-proceso en el caso de un ecotono.

METODOLOGÍA Y ZONA DE ESTUDIO

Especie y zona de estudio

La autoecología y distribución pirenaica de *Pinus uncinata* Ram. se ha descrito ya en otro estudio sobre ecotonos del límite altitudinal del bosque de este mismo volumen. Los trabajos de CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE (1979) y CANTEGREL (1983) aportan numerosos datos sobre esta especie.

El ecotono estudiado está localizado en la Serra de Sirvent, cerca de los Estanyes de la Pera, en la Cerdanya, próximo a la frontera con Andorra (Fig. 1). El muestreo se realizó en octubre de 1996 y 1997. La altitud, orientación y la pendiente media de la parcela son ~ 2430-2360 m s.n.m., 222° SO y 19°, respectivamente. Se aprecia un aumento progresivo de la pendiente al descender (pasando de ~ 5° a ~ 18°). De hecho, el límite inferior de la parcela acaba bruscamente en un pequeño canchal donde la

elevada pendiente y la ausencia de árboles favorecen la erosión. La topografía dentro de la parcela es bastante homogénea aunque la parcela se sitúa sobre una pequeña carena rocosa (zona convexa) que destaca sobre formas cóncavas próximas dominadas por pastos. La altitud del límite de la especie es 2430 m (formado por un krummholz aislado cuya mata tenía una altura de 0,8 m). La vegetación dominante está formada por *Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Festuca* spp. (sobre todo *F. eskia* y *F. gr. rubra*) y *Arctostaphylos uva-ursi* (en la zona de suelos inestables).

Muestreo

La unidad de muestreo es una parcela rectangular (30 m x 100 m) colocada con su lado mayor (eje y) paralelo a la máxima pendiente. El eje menor (x) está orientado en dirección NO. Dentro de la parcela se cartografiaron todos los individuos vivos y muertos de *P. uncinata* mediante un sistema de coordenadas cartesianas perpendiculares (x) y paralelas (y) a la máxima pendiente. Para cada individuo se midieron las siguientes variables: diámetros basal (Db) y a 1,3 m de altura (Dbh), altura de la rama viva más baja, máxima altura del tronco principal, radios de las copas en direcciones paralelas a los ejes de la parcela (4 radios por árbol), máximo número de cohortes de acículas vivas conservadas en las ramas (estimado contando las cohortes en 4-6 ramas por árbol situadas en la parte alta de la copa), número de internodos o de verticilos de ramas (incluyendo sus cicatrices) en el tronco más grande de cada árbol (edad estimada). Se hicieron observaciones cualitativas del estado de cada árbol (estado fitosanitario, verticalidad y grado de simetría, daños producidos por la nieve, etc.). Para describir el sustrato de las plántulas y para aumentar el número de individuos con datos de edad estimada, se muestrearon algunos individuos próximos a la parcela (a menos de 500 m).

Los individuos se agruparon en clases según su tamaño y forma de crecimiento según una clasificación previa de BOSCH *et al.* (1992): Dbh >

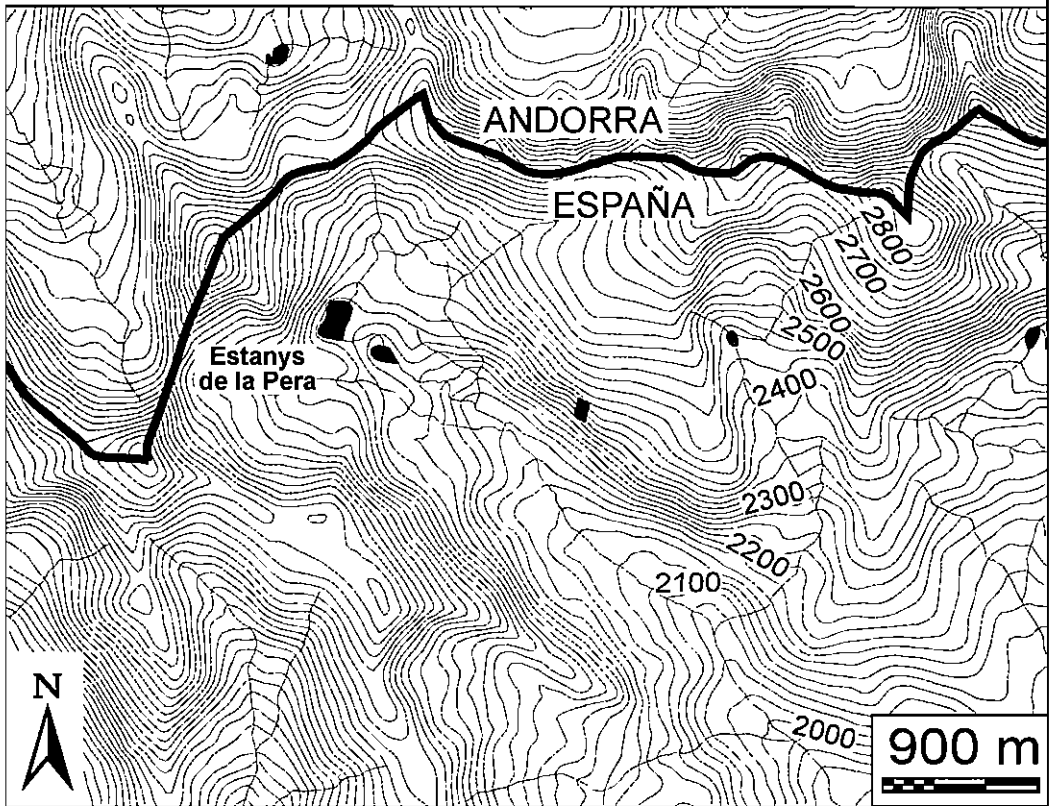


Fig. 1. Situación de la parcela de estudio (rectángulo negro) en la zona de los Estanys de la Pera, Cerdanya (los polígonos grises corresponden a lagos y se muestran los ríos y la frontera entre Andorra y España —línea gruesa negra—). Las isolíneas corresponden a cambios de 20 m de altitud. La latitud y longitud de la zona descrita en la figura se muestra en la esquina superior derecha. [Geographical location of the study plot (black rectangle) in the Estanys de la Pera area, Cerdanya (gray polygons are lakes and the rivers and the Andorra-Spain boundary are also shown —thick black line—). The isolines describe changes in elevation of 20 m. The latitude and longitude of the study area are shown in the upper right corner.]

17,5 cm, adultos (A); 7,5 < Dbh < 17,5 cm, jóvenes (P, *poles*); Dbh < 7,5 cm y altura > 0,5 m, vástagos (S, *saplings*); altura < 0,5 m, plántulas (SE, *seedlings*); individuos muertos (D, *dead trees*); krummholz (K, individuos arbustivos policórmicos con copas asimétricas); e individuos krummholz policórmicos pero con algunos pies verticales con copas en bandera y una densa mata de pies arbustivos normalmente enterrada por la nieve (KM, *flagged krummholz*) (SCOTT *et al.*, 1987). Para los análisis espaciales

se consideró sólo el diámetro del tronco mayor en los individuos con múltiples troncos.

La diversidad y la cobertura de arbustos y herbáceas fue estimada usando 6 transectos y siguiendo la metodología descrita en el otro estudio sobre el límite del bosque presente en este volumen. En total se realizaron 6 transectos x 101 contactos/transecto x 3 datos/contacto = 1818 puntos de contacto). Este muestreo es una modificación del método del punto (BARBOUR

et al., 1987). La nomenclatura botánica sigue a DE BOLÓS *et al.* (1993) para herbáceas y arbustos, y a CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE (1979) para árboles.

Clima

El clima de los Estanys de la Pera muestra una clara influencia mediterránea (XERCAVINS, 1981). Si se consideran datos de la vecina estación de La Molina (42° 20' N, 01° 56' E, 1704 m; P y T - datos de 1966-96, temperatura media anual ≈ 6,1 °C, precipitación total anual ≈ 975 mm) y teniendo en cuenta que existen importantes diferencias topográficas entre las cumbres de orientación S y N que rodean la Cerdanya, se pueden estimar la temperatura media anual y la precipitación total anual de nuestra zona como ≈ 2 °C y más de ≈ 1200 mm, respectivamente. Las temperaturas medias mensuales estimadas mínima y máxima corresponden a febrero (≈ -5 °C) y julio (≈ 10 °C). La precipitación alcanza un máximo primaveral (mayo, ≈ 150 mm) y dos mínimos, invernal (diciembre-marzo, ≈ 90 mm mensuales) y estival (julio-septiembre, ≈ 100 mm mensuales). La profundidad máxima de la capa de nieve se encuentra en el rango 60-150 cm (febrero, marzo o abril). Sin embargo, este espesor máximo es muy variable. Por ejemplo, durante el invierno de 1994-95 el espesor máximo de nieve alcanzado en una zona próxima fue sólo de ≈ 20 cm (Cap de Rec, 42° 26' N, 01° 40' E, 1970 m). Los vientos dominantes son de origen NO, NE, N y O. Los suelos de la zona son mayoritariamente ácidos y se desarrollan sobre granitos.

Para estudiar la influencia del clima sobre la regeneración, se usaron datos climáticos mensuales (temperatura media, T, y precipitación total, P) de las estaciones meteorológicas de la Seo de Urgell (Longitud 01° 27' 33" E, Latitud 42° 21' 24" N, Altitud 692 m s.n.m., datos de 1968-92, datos ausentes: P, 0,33%; T, 2,33%) y La Molina (Long. 01° 56' 15" E, Lat. 42° 20' 02" N, Alt. 1704 m s.n.m., datos de 1955-97, datos ausentes: P, 7,18%; T, 6,80%). Se realizaron correlaciones entre los datos mensuales climáticos y de regeneración de *P. uncinata* para

una resolución anual así como promediando los datos en valores estacionales (invierno-enero, febrero, marzo; primavera-abril, mayo, junio; verano-julio, agosto, septiembre; otoño-octubre, noviembre, diciembre).

Perturbaciones

La mayoría de los límites forestales pirenaicos actuales han sido afectados por perturbaciones humanas locales pasadas o recientes (incendios para ampliar los pastos alpinos, pastoreo, talas) (SOUTADÉ *et al.*, 1982). La comparación de fotos aéreas de distintas épocas (1957 y 1990, a escalas 1:6300 y 1:5000, respectivamente) mostró un aumento reciente de densidad y cobertura aunque no es posible discernir una elevación del límite del bosque. La parcela está rodeada por zonas de pastos frecuentadas por caballos. Dentro de la parcela se hallaron excrementos de caballo, ovejas y rebecos así como plantas nitrófilas en el extremo inferior, fuera ya de la parcela, lo que indica la presencia de herbívoros. El ecotono estudiado se considera en parte representativo de la mayoría de los límites del bosque pirenaicos afectados desde tiempos remotos por perturbaciones humanas y será comparado con dos ecotonos poco afectados por tales perturbaciones durante este siglo y cercanos a parques nacionales (Tessó del Son y Ordesa-Las Cutas). Estos últimos ecotonos son los hipotéticos «controles» frente al aquí estudiado, ya que están sometidos a perturbaciones regionales (cambio climático) pero no a las locales antes citadas. Aunque se han descrito efectos negativos de una elevada presión ganadera sobre el establecimiento de *P. uncinata* (PUIG, 1982), faltan estudios que determinen los efectos de presiones moderadas o bajas sobre el establecimiento en el límite del bosque. Dentro de la parcela, se encontraron 3 zonas de herbáceas de unos 50 m² cada una y sólo 4 individuos de *P. uncinata* (2 plántulas, 1 vástago y 1 adulto) con indicios de ramoneo. Ninguno de los árboles adultos presentó señales de incendios pero se encontró un resto de madera de pino carbonizada fuera de la parcela, en su extremo inferior, y un individuo muerto con restos quemados dentro de la parcela.

Varios individuos ($n = 15$) de altura 2-3 m mostraron ramas desgajadas (a una altura próxima a 1 m) desde su inserción y puntas apicales dobladas o rotas ($n = 20$, la mayoría de las puntas dobladas o rotas medían 0,5-2 m), ambos efectos debidos al peso de la nieve (probablemente por las fuertes nevadas del invierno de 1995-96). Algunos individuos ($n = 23$) presentaron acículas y ramas muertas parasitadas por el hongo *Herpotrichia nigra*, que prospera bajo la cubierta de nieve.

Análisis espacial

Análisis del patrón de puntos

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), se realizó el *análisis del patrón de puntos*. Se partió 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 bivalente, 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 — $K_{12}(t)$ en el caso bivalente— (RIPLEY, 1977; 1981; DIGGLE, 1983; HAASE, 1995). Los datos se expresan gráficamente usando la función $L(t)$ ($L_{12}(t)$ en el caso bivalente) en función de la distancia t , donde $L(t) - t = (K(t) / \pi)^{0.5} - t$ (BESAG, 1977; HAASE, 1995). En el caso bivalente, existirá atracción o repulsión significativa ($p < 0,01$) si $K_{12}(t)$ (o su equivalente $L_{12}(t) - t = (K_{12}(t) / \pi) - t$)^{0.5} es mayor o menor que los valores generados en la simulación (DUNCAN, 1991).

Análisis del patrón de superficies

Los árboles muestran variables asociadas (z_i), sea por ejemplo su tamaño (altura, diámetro, diámetro de la copa etc.) o su edad. Dichas variables pueden considerarse continuas o producto de variables ambientales continuas en el espacio (luz, viento, nutrientes en el suelo, etc.), por lo

que se pueden describir estas superficies continuas mediante funciones de estructura (semivariogramas, correlogramas espaciales, etc.) a través del *análisis del patrón de superficies* (CLIFF & ORD, 1981; LEGENDRE & FORTIN, 1989; FORTIN 1998). También es posible cuantificar la autocorrelación espacial o la dependencia de los valores de la variable medida (z_i) para un individuo respecto de los valores que toma esa variable para individuos vecinos, y determinar si estos valores 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 (CRESSIE, 1993). Se calculó el índice de correlación espacial $I(d)$ de Moran en todas direcciones (correlograma omnidireccional) para el caso de una sola variable (UPTON & FINGLETON, 1985; DUNCAN & STEWART, 1991). También se calcularon correlogramas direccionales en las direcciones estándar (0°, 45°, 90° y 135°; las direcciones 90° y 0° equivalen a los ejes x e y de la parcela, respectivamente) y usando una tolerancia angular de $\pm 22,5^\circ$. El índice de Moran presenta valores nulos, positivos o negativos para casos de autocorrelación nula, positiva y negativa, respectivamente (LEGENDRE & FORTIN, 1989). En el cálculo de los correlogramas, se usaron clases de distancia equidistantes (4 m) y, de todos los valores calculados de $I(d)$, se consideraron sólo aquellos cuya clase de distancia contenga al menos el 1% de todos los pares de localidades (LEGENDRE & FORTIN, 1989). Deben contrastarse la significación global del correlograma mediante un test múltiple de Bonferroni y la de cada valor de autocorrelación calculado (en nuestro caso, sólo para los correlogramas omnidireccionales). La forma del correlograma describe la estructura espacial, teniendo en cuenta que distintas estructuras espaciales pueden generar correlogramas similares (LEGENDRE & FORTIN, 1989; LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). La distancia a la cual el correlograma

cruza el eje de abscisas ($I(d) = 0$) corresponde al tamaño medio de la mancha de influencia de la variable. Finalmente, para describir la estructura espacial de la riqueza de especies arbustivas y herbáceas a lo largo del ecotono, se realizaron correlogramas de Moran (clases de distancia de 5 m) sobre el número de especies cada 1 m a lo largo del ecotono considerando los datos de los 6 transectos juntos (transecto único). La interpretación de los correlogramas basados en datos de transectos es similar a los calculados para datos con coordenadas en dos dimensiones. La función K de Ripley y los correlogramas omnidireccionales se calcularon usando los programas elaborados por R. P. DUNCAN (1995). Los correlogramas direccionales de Moran se calcularon usando GS+ versión 2,3 (GAMMA DESIGN SOFTWARE, 1992), excepto los referidos a las especies arbustivas y herbáceas.

Para evitar posibles problemas de falta de estacionariedad por tratarse de un ecotono con amplios espacios sin árboles (FORTIN, 1998), sólo se consideró el área inferior al límite del bosque en los análisis del patrón de superficies ($y = 80-100$ m) donde la ocupación del espacio es más homogénea y la variabilidad de las variables medidas menor. Una metodología similar ya ha sido usada en ecotonos de este tipo (CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999a). Más detalles sobre los análisis espaciales aparecen en el otro trabajo sobre el límite del bosque de este mismo volumen.

La asociación entre variables se estudió mediante el coeficiente no-paramétrico de correlación de Spearman (r_s) y las comparaciones entre medias de distintas muestras se efectuaron mediante el test no-paramétrico de Mann-Whitney (SOKAL & ROHLF, 1995).

Diversidad

Para describir la variación espacial de la comunidad arbustiva y herbácea del ecotono, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver (H) para las clases de individuos a lo largo del ecotono (agrupando los individuos presentes por clases cada 2 m a lo largo de los ejes de la parcela; ver p. ej. KUULUVAINEN *et al.*, 1996;

1998), así como para las especies arbustivas y herbáceas (SHANNON & WEAVER, 1949; MAGURRAN, 1989). Este índice resume la estructura de los datos reduciendo el efecto de componentes poco frecuentes. El índice se calculó usando logaritmos en base 2 como en anteriores trabajos (CAMARERO *et al.*, 1998; CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999a). Se calcularon espectros de diversidad para describir la heterogeneidad espacial y la presencia de fronteras dentro de la comunidad arbustiva y herbácea (MARGALEF, 1957). Además se cuantificó la diversidad local de especies arbustivas y herbáceas agrupadas en bandas altitudinales a lo largo del ecotono (agrupando las especies presentes a valores iguales del eje y en los 6 transectos). Los datos de número de especies (S) y de diversidad (H) pueden también ser analizados espacialmente (KUULUVAINEN *et al.*, 1996; 1998). Para realizar el análisis espacial de la diversidad, se seleccionaron los datos del número de especies por ser esta una variable cuantitativa y lineal y no estar basada en transformaciones logarítmicas, caso de la diversidad. La parcela que forma parte de este estudio se compara en cuanto a diversas variables, sobre todo las referidas a la diversidad de arbustos y herbáceas, con otras dos parcelas de dimensión mayor (30 m x 140 m), situadas en ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos de los Pirineos y descritas con detalle en otros trabajos (Aigüestortes i Estany de St. Maurici-Tessó del Son, muestreada en septiembre de 1995, y Ordesa-Las Curtas, muestreada en junio de 1998; ver CAMARERO *et al.*, 1998; CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999a, respectivamente).

RESULTADOS

Estructura

Un total de 169 individuos vivos y 10 muertos de *P. uncinata* fueron localizados y medidos dentro de la parcela (densidad estimada 563 individuos \cdot ha⁻¹). La clases más numerosa fueron los vástagos ($n = 96$) y la frecuencia menor correspondió a las plántulas ($n = 22$), adultos ($n = 20$) y krummholz ($n = 2$). No aparecieron diferencias significativas entre el valor medio de las coorde-

nadas de los ejes paralelo (y) y perpendicular a la pendiente (x) entre ninguna pareja de clases de individuos (test de Mann-Whitney, $p > 0,05$). Los adultos presentaron un número medio (\pm SD) de pies por individuo significativamente ($p < 0,01$) mayor (2 ± 2) que el de las plántulas (1 ± 0), lo que podría indicar el origen de algún adulto a partir de formas policórmicas tipo krummholz (lo mismo sucedía entre jóvenes y vástagos, $p < 0,01$). La mayoría de los individuos vivos (62,94%) tenían un sólo tronco por individuo. La clasificación por formas y tamaño demostró su validez ya que la comparación de la edad media entre clases contiguas según su tamaño de individuos jóvenes (p. ej. jóvenes-vástagos) mostró siempre diferencias significativas ($p < 0,05$)

El ecotono de Estanys de la Pera se caracterizó por una estructura de manchas de árboles, ya sea próximos al límite del bosque ($y = 80$ m, 2400 m s.n.m.) o por encima de él (Figs. 2, 3 y 4). La estructura en manchas es evidente para la clase más abundante, los vástagos, y provocó la aparición de una distribución de la diversidad de clases de individuos formando manchas (Fig. 3). Las plántulas de *P. uncinata* aparecieron en el bosque y por encima de su límite. Se encontró cierta disminución significativa de la diversidad de individuos en la dirección NO ($r_s = -0,53$, $p = 0,04$, $n = 15$), siguiendo el eje menor de la parcela (Fig. 4).

Los árboles más grandes dentro de la parcela presentaron sus copas orientadas en dirección SE-E, lo que sugirió que en la parcela predominan los vientos de componente NO-O. Para los individuos vivos, el promedio (\pm SD) del radio de la proyección vertical de la copa en dirección O ($0,57 \pm 0,42$ m) fue significativamente ($p < 0,01$) menor que los radios en las otras direcciones (en orden creciente: S, $0,82 \pm 0,75$ m; N, $0,87 \pm 0,84$ m; E, $1,09 \pm 1,12$ m). Los radios medios en direcciones N y S no difirieron significativamente ($p = 0,94$). También lo confirman las correlaciones inferiores del radio en dirección O con el resto de variables estructurales respecto de los radios en otras direcciones con las mismas variables (Tabla 1). Lo que también sucede en menor medida con el radio en dirección S.

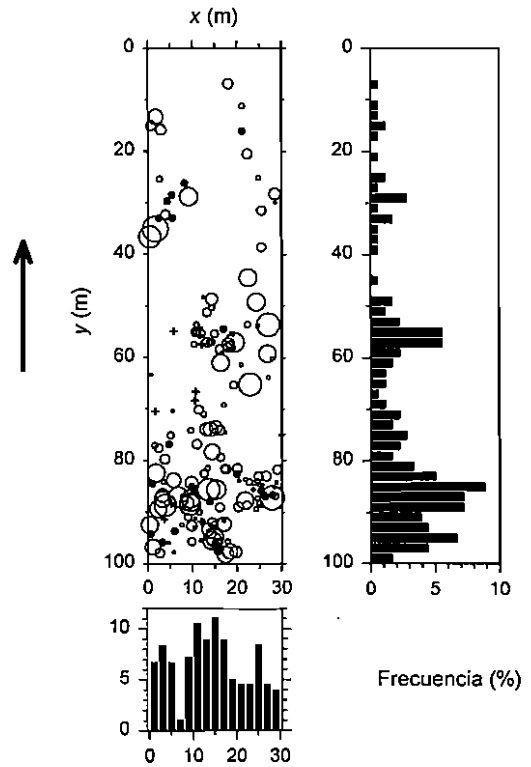


Fig. 2. Distribución espacial (gráfico central) y frecuencia relativa (porcentaje sobre el total) de todos los individuos de *P. uncinata* (gráficos de barras negras) cada 2 m a lo largo de los ejes paralelo (y) y perpendicular (x) a la pendiente de la parcela que cruza el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos. El tamaño de los círculos es proporcional a la altura de los individuos vivos, excepto para las plántulas (puntos negros). Las cruces representan a los individuos muertos. La flecha apunta pendiente arriba. [Spatial distribution (central graph) and relative frequency (percentage) of all *P. uncinata* individuals (black bars graphs) every 2 m along the plot axes parallel (y) and perpendicular (x) to the slope. The plot crosses the subalpine forest-alpine grassland ecotone. The size of the circles is proportional to the height of the living individuals, excepting the seedlings (black points). The crosses are death individuals. The arrow points upslope.]

La mayoría de los individuos medidos eran pequeños (Dbh = 0-10 cm y altura < 2 m, Fig. 5). Se apreció la existencia de al menos dos clases de tamaño, los pequeños antes mencionados y una clase de individuos grandes (Dbh = 20-30 cm, altura = 5-6 m). Estas diferentes clases de tamaño aparecieron también al correlacionar

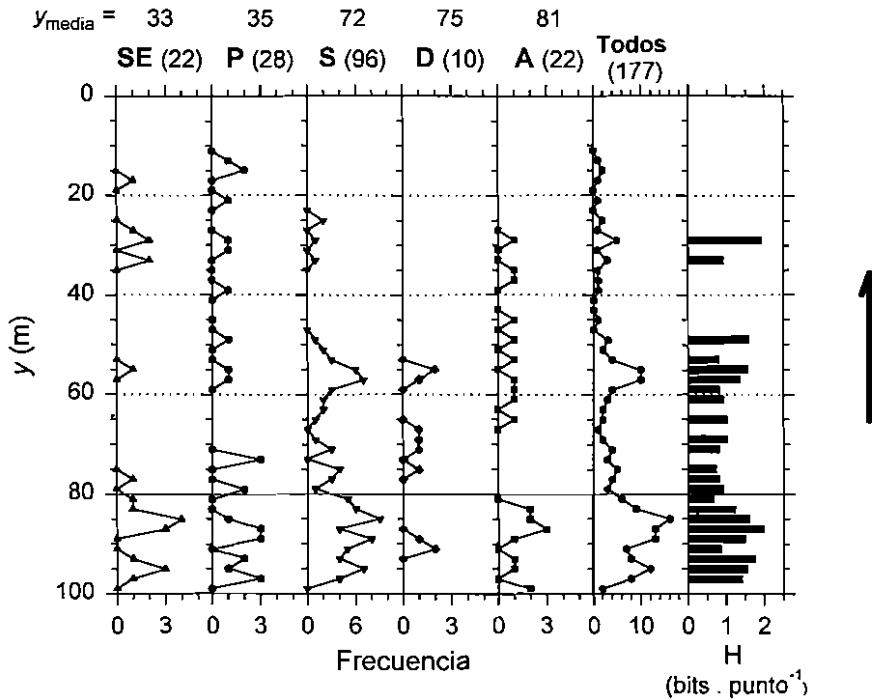


Fig. 3. Frecuencia absoluta de individuos de *P. uncinata* y diversidad de tipos de individuos (gráfica de barras, H , índice de Shannon-Weaver) calculados cada 2 m a lo largo del eje paralelo a la máxima pendiente (y). La línea gris horizontal representa el límite del bosque. Se han considerado varias clases de individuos según su tamaño (en orden de tamaño decreciente: A, adultos; P, jóvenes; S, vástagos; SE, plántulas) además de los individuos muertos (D). La secuencia, de izquierda a derecha en la gráfica, de las figuras de las clases de individuos sigue valores medios de menor altitud (mayor valor de y) para cada clase que se indican como el valor medio a lo largo del eje y (y_{media}) para cada clase (p. ej. los adultos se sitúan, en promedio, a la altitud menor). Entre paréntesis se indica el número de individuos de cada clase (obsérvese la distinta escala de frecuencia para los vástagos, la clase más abundante) y la de todos los individuos. La flecha indica la dirección en la que aumenta la altitud. [Absolute frequency of *P. uncinata* individuals and diversity of classes of individuals (bars graph, H , Shannon-Weaver index) calculated every 2 m along the axis parallel to the maximum slope (y). The horizontal gray line shows the forest limit. The classes of individuals were considered according to their size (in order of decreasing size: A, adults; P, poles; S, saplings; SE, seedlings) and death individuals (D). The sequence, from left to right in the graph, of the figures of each class of individuals are arranged following an order of decreasing mean values of elevation or higher values of y (mean value along the axis y , y_{media}) for each class of individuals (for example, adults are located on average at the lowest elevation). The number of individuals for each class and for all individuals are shown between parentheses (the frequency scale for saplings is greater because they form the most abundant class). The arrow points upslope.]

diversas variables estructurales que mostraron, en general, relaciones descritas por funciones potenciales (Fig. 6). La relación entre edad y altura fue descrita mejor por una función potencial (edad = $a \cdot altura^b$, $a = 19,40$, $b = 0,33$, $r^2 = 0,66$, $p < 0,001$, $n = 155$) que por una lineal (edad = $a + b \cdot altura$, $a = 15,01$, $b = 4,02$, $r^2 = 0,61$, $p < 0,001$, $n = 155$). Las funciones de tipo potencial recogieron la relación entre diámetro basal (Db) y altura (altura = $a \cdot Db^b$, $a = 0,26$, $b = 0,89$, $r^2 = 0,89$, $p < 0,001$, $n = 170$) o entre diámetro a 1,3 m de altura (Dbh) y altura (altura = $a \cdot Dbh^b$, $a = 1,26$, $b = 0,48$, $r^2 = 0,86$, $p < 0,001$, $n = 107$). Sin embargo, la relación entre ambos tipos de diámetros quedó bien descrita por una función lineal ($Dbh = a + b \cdot Db$, $a = -2,46$, $b = 0,67$, $r^2 = 0,84$, $p < 0,001$, $n = 107$). En general, las variables más correlacionadas con la edad estimada fueron la altura y el diámetro basal (Tabla 1). Se encontró un aumento

= 0,89, $r^2 = 0,89$, $p < 0,001$, $n = 170$) o entre diámetro a 1,3 m de altura (Dbh) y altura (altura = $a \cdot Dbh^b$, $a = 1,26$, $b = 0,48$, $r^2 = 0,86$, $p < 0,001$, $n = 107$). Sin embargo, la relación entre ambos tipos de diámetros quedó bien descrita por una función lineal ($Dbh = a + b \cdot Db$, $a = -2,46$, $b = 0,67$, $r^2 = 0,84$, $p < 0,001$, $n = 107$). En general, las variables más correlacionadas con la edad estimada fueron la altura y el diámetro basal (Tabla 1). Se encontró un aumento

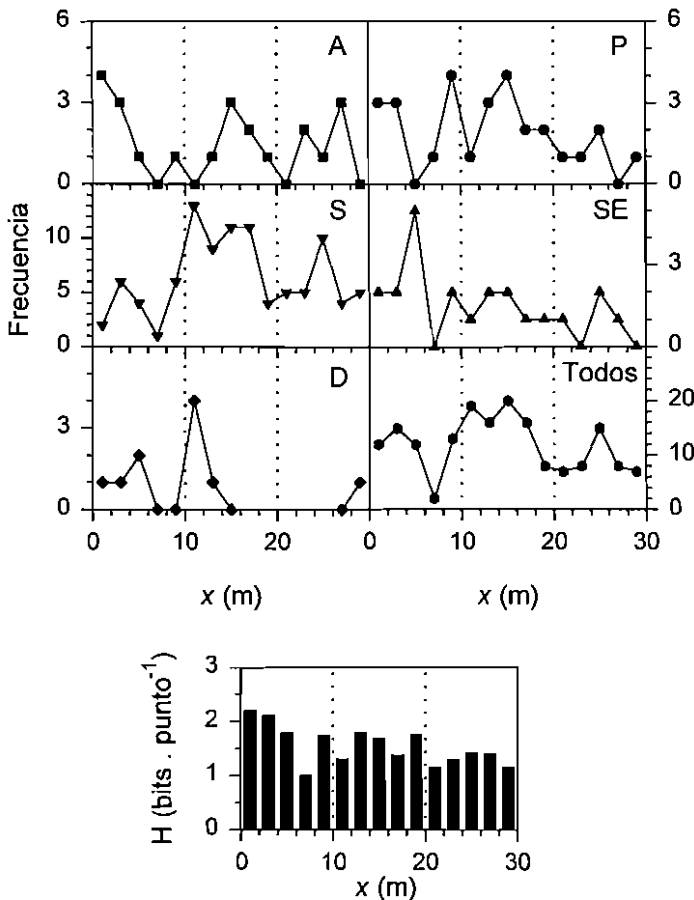


Fig. 4. Frecuencia absoluta de individuos de *P. uncinata* y diversidad de tipos de individuos (gráfica de barras, H , índice de Shannon-Weaver) calculados cada 2 m a lo largo del eje menor de la parcela, perpendicular a la máxima pendiente (x). Las abreviaturas de las clases de individuos son como las de la Fig. 3. [Absolute frequency of *P. uncinata* individuals and diversity of classes of individuals (bars graph, H , Shannon-Weaver index) calculated every 2 m along the axis perpendicular to the maximum slope (x). The abbreviations of the classes of individuals are as in Fig. 3.]

significativo de la edad estimada de los individuos jóvenes (edad < 60 años) al descender hacia el bosque y al aproximarnos a la zona SE de la parcela ($x = 0$) donde abundan más los adultos (Tabla 1 y Figs. 2 y 4).

Patrón espacial

El análisis del patrón de puntos mostró agregación significativa ($p < 0,01$) de 1 a 15 m para todos los individuos o sólo para los vástagos

(Fig. 7). En ambos casos, la agregación parece atenuarse, aunque sigue siendo significativa, a distancias mayores de 5 m. En los casos bivariantes, la interacción adultos-vástagos no fue significativa y la interacción jóvenes-vástagos fue positiva (atracción) y significativa ($p < 0,01$) a los 2 y 5 m.

El análisis del patrón de superficies en la zona de bosque mostró varios correlogramas omnidireccionales globalmente significativos ($p \leq 0,05$), los de la edad, la altura, el número de

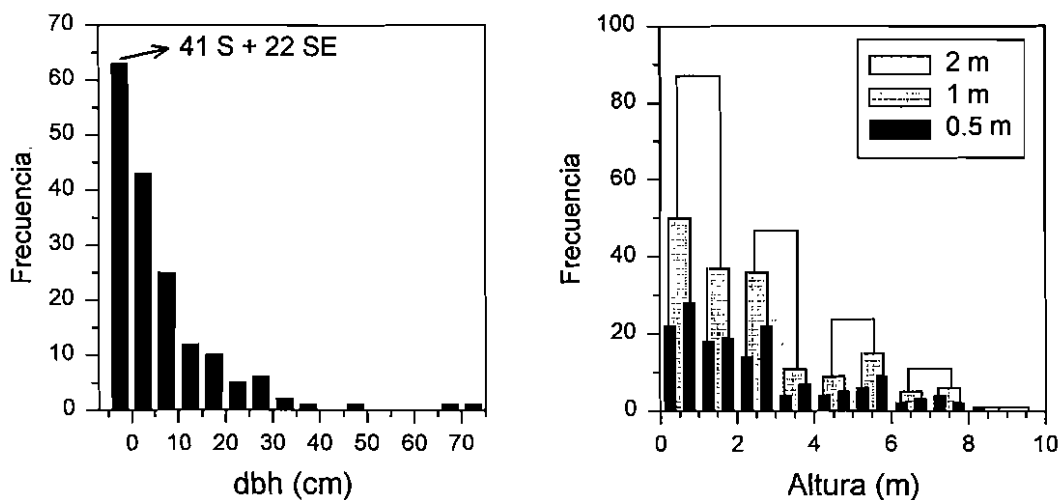


Fig. 5. Distribución (frecuencia absoluta) de los individuos vivos de *P. uncinata* del ecotono de los Estansys de la Pera según su tamaño (diámetro a 1,3 m de altura -Dbh- y altura). Se muestra la composición de los individuos con Dbh = 0 (abreviaturas como en la Fig. 3). Se construyeron tres tipos de clases de altura, cada 2, 1 y 0,5 m. [Distribution (absolute frequency) of living *P. uncinata* individuals in the Estansys de la Pera ecotone according to their size (diameter at breast height or at 1.3 m -Dbh- and height). The composition of those individuals whose Dbh = 0 is shown (abbreviations as in Fig. 3). Three types of height classes were used, every 2, 1 and 0.5 m.]

TABLA 1

CORRELACIONES (ÍNDICE NO-PARAMÉTRICO DE SPEARMAN, r_s) ENTRE VARIABLES ESPACIALES (COORDENADAS x, y , POSICIONES A LO LARGO DE LOS EJES PERPENDICULAR Y PARALELO A LA PENDIENTE, RESPECTIVAMENTE - y AUMENTA AL DESCENDER LA ALTITUD Y x AUMENTA HACIA EL NO-) Y ESTRUCTURALES DE LOS INDIVIDUOS VIVOS DE *P. UNCINATA* (Db , DIÁMETRO BASAL; ALTURA; re, ro, rn, rs , RADIOS DE LAS COPAS EN DIRECCIÓN ESTE, OESTE, NORTE Y SUR, RESPECTIVAMENTE; *acículas*, NÚMERO MÁXIMO DE COHORTES DE ACÍCULAS RETENIDAS EN LAS RAMAS; *edad*, EDAD ESTIMADA CONTANDO INTERNODOS A LO LARGO DEL TRONCO PARA INDIVIDUOS MÁS JÓVENES DE 60 AÑOS). LOS NÚMEROS ENTRE PARÉNTESIS CORRESPONDEN AL TAMAÑO DE MUESTRA. TODOS LOS VALORES SON SIGNIFICATIVOS PARA $P < 0,001$, EXCEPTO LA CORRELACIÓN x -*edad* ($P < 0,05$). [CORRELATION VALUES (SPEARMAN NON-PARAMETRIC INDEX, r_s) AMONG SPATIAL (x AND y COORDINATES, POSITION ALONG THE AXES PERPENDICULAR AND PARALLEL TO THE SLOPE, RESPECTIVELY - y INCREASES GOING DOWNSLOPE AND x INCREASES GOING TO THE NW-) AND STRUCTURAL VARIABLES OF *P. UNCINATA* LIVING INDIVIDUALS (Db , BASAL DIAMETER; *height*; re, ro, rn, rs , CROWN RADII ALONG THE EAST, WEST, NORTH AND SOUTH, RESPECTIVELY; MAXIMUM NUMBER OF NEEDLE COHORTS RETAINED IN THE BRANCHES; ESTIMATED AGE COUNTING INTERNODES ALONG THE STEM FOR THOSE INDIVIDUALS YOUNGER THAN 60 YEARS). THE NUMBERS BETWEEN PARENTHESES ARE SAMPLE SIZES. ALL VALUES ARE HIGHLY SIGNIFICANT ($P < 0,001$) EXCEPTING THE x -*age* CORRELATION VALUE ($P < 0,05$).]

	x	y	Db	altura	re	ro	rn	rs	acículas	edad
y	—									
Db	—	—								
altura	—	—	0,94 (170)							
re	—	—	0,94 (170)	0,93 (170)						
ro	—	—	0,78 (170)	0,74 (170)	0,73 (170)					
rn	—	—	0,93 (170)	0,92 (170)	0,93 (170)	0,75 (170)				
rs	—	—	0,90 (170)	0,88 (170)	0,90 (170)	0,77 (170)	0,85 (170)			
acículas	—	—	0,68 (168)	0,73 (168)	0,68 (168)	0,51 (168)	0,64 (168)	0,65 (168)		
edad	-0,17 (155)	0,32 (155)	0,73 (155)	0,77 (155)	0,72 (155)	0,61 (155)	0,70 (155)	0,67 (155)	0,56 (154)	

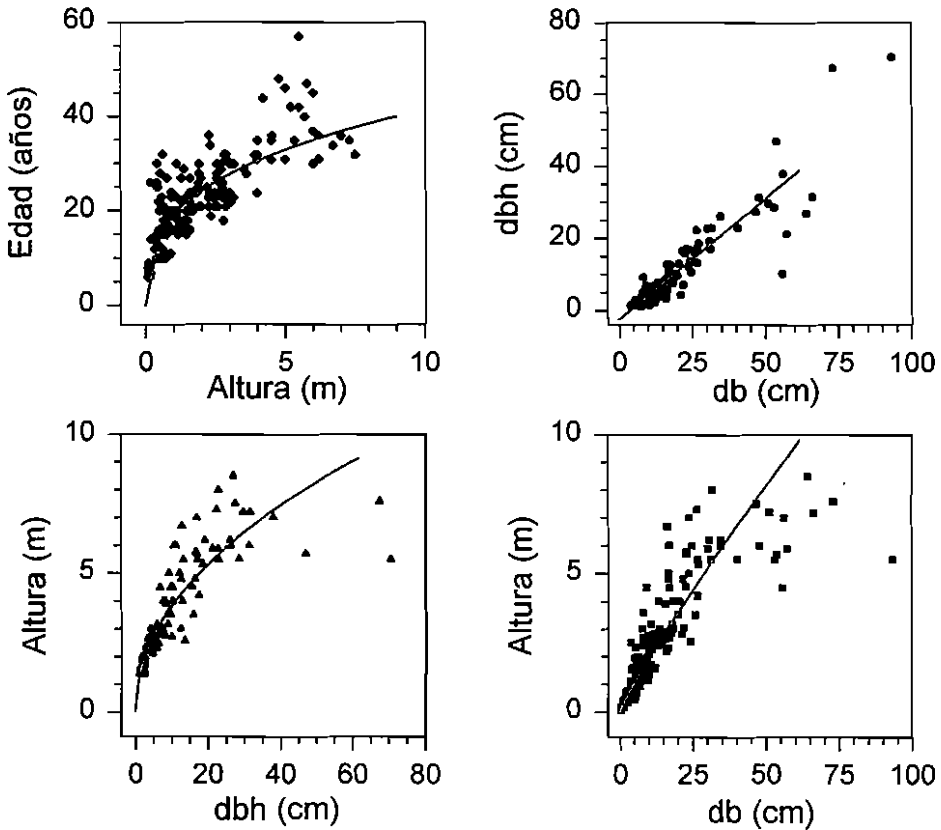


Fig. 6. Relaciones entre variables estructurales (diámetros basal –db– y a 1,3 m de altura –dbh–, altura y edad estimada –número de internodos–) de los individuos vivos de *P. uncinata* del ecotono de los Estanys de la Pera. Las líneas grises son las funciones que mejor se ajustan en cada caso y están explicadas en el texto (ver *Resultados*). [Relationships among structural variables (basal –db– and 1.3 m diameters –dbh–, height and estimated age –number of internodes–) of living *P. uncinata* individuals in the Estanys de la Pera ecotone. The gray lines are the functions with best fit in each case and they are described in the text (see *Results*).]

cohortes de acículas y el diámetro basal de los individuos vivos de *P. uncinata* (Fig. 8). Todos ellos mostraron gradientes de un tamaño de mancha entre 8 y 10 m. Los gradientes eran más acentuados en el caso de la edad estimada y el número de cohortes de acículas. Existió anisotropía en las variables analizadas como mostraron los correlogramas direccionales (Fig. 8). Concretamente, la dirección 45° muestra correlogramas que describen dos áreas separadas por unos 15 m y que contienen árboles de características similares (corresponde a la esquina inferior izquierda en la parcela descrita en la Fig. 2). El resto de correlogramas direccionales confir-

maron la existencia de gradientes, más acentuados al seguir la pendiente (dirección 0°, eje y) y más atenuados en direcciones diagonales (135°) o perpendiculares a la pendiente (90°, eje x).

Regeneración

La frecuencia de individuos vivos jóvenes (edad < 60 años) situados dentro de la parcela puso de manifiesto la existencia de dos máximos de establecimiento en 1965-67 y 1973-77 (Fig. 9). Apareció un máximo de establecimiento en 1970-75 (según clases de 5 años) o en 1973-77 (usando clases de 1 año y teniendo en cuenta la

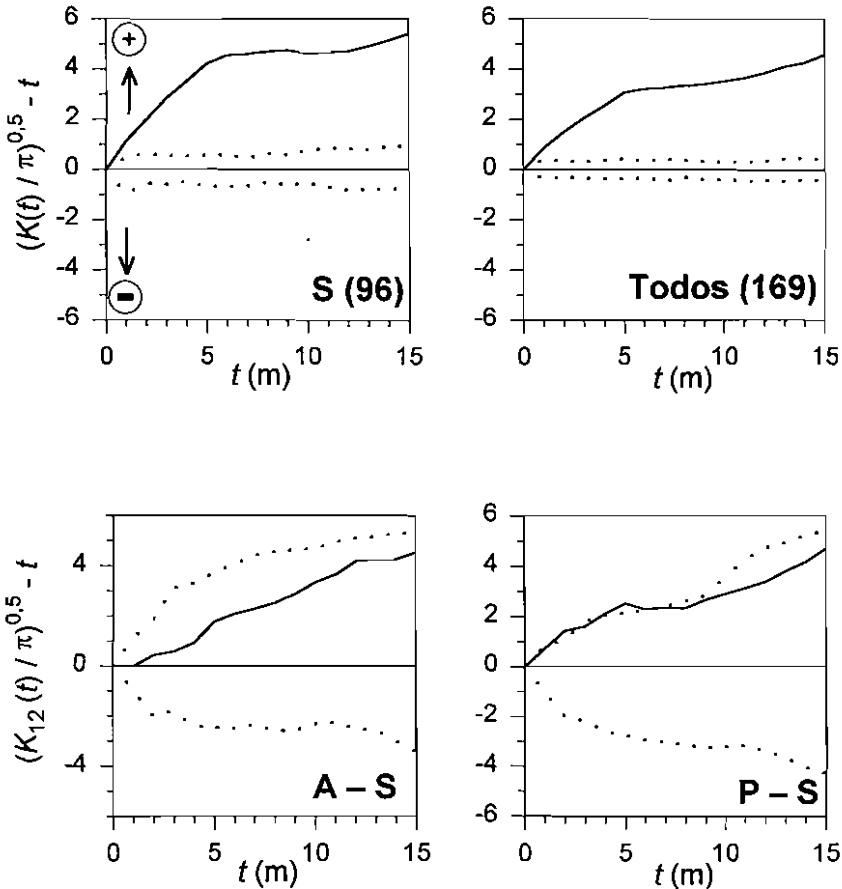


Fig. 7. Análisis del patrón de puntos basado en el índice $K(t)$ de Ripley, considerando distintas distancias (t , en m), en los casos univariante (gráficos superiores) y bivalente ($K_{12}(t)$, gráficos inferiores) para el ecotono pastos alpinos-bosque en los Estanys de la Pera. El caso univariante corresponde a los vástagos (S) y a todos los individuos (se indica el número de coordenadas usado en cada caso entre paréntesis). Los valores positivos por encima del intervalo de confianza (línea discontinua, $p < 0,01$) indican agregación (símbolo +) y los valores negativos por debajo del intervalo de confianza indican repulsión (símbolo -). Los dos gráficos inferiores muestran el análisis del patrón de puntos para las interacciones adultos-vástagos (A-S) y jóvenes-vástagos (P-S). [Point pattern analyses based in Ripley's $K(t)$ index, considering different distances (t , in m), for the univariate (upper graphs) and bivariate cases ($K_{12}(t)$, lower graphs) for the Estanys de la Pera subalpine forest-alpine pasture ecotone. The univariate cases are for saplings (S) and all individuals (the number of coordinates used in each analysis is indicated between parenthesis). Positive values above the confidence interval (dotted line, $p < 0.01$) show aggregation (+ symbol) and negative values below the confidence interval indicate repulsion (-symbol). The lower graphs show the bivariate case for the interactions adults-saplings (A-S) and poles-saplings (P-S).]

menor regeneración en 1975) (Fig. 9). Estos datos fueron confirmados por el muestreo de individuos muy jóvenes (edad < 30 años) próximos pero externos a la parcela, que mostraron máximos en 1976, 1979-81, 1984 y 1986 (Fig. 9). La correlación entre la regeneración de los individuos más jóvenes dentro de la parcela y

aquella de los próximos pero externos a la parcela fue significativa ($r_s = 0,52, p < 0,01, n = 33$). Los máximos de establecimiento para individuos más jóvenes situados dentro de la parcela aparecieron en 1973-74, 1976-77, 1981-82 y 1986-87. La ausencia de regeneración reciente (1993-96, ambos inclusive) puede estar relacio-

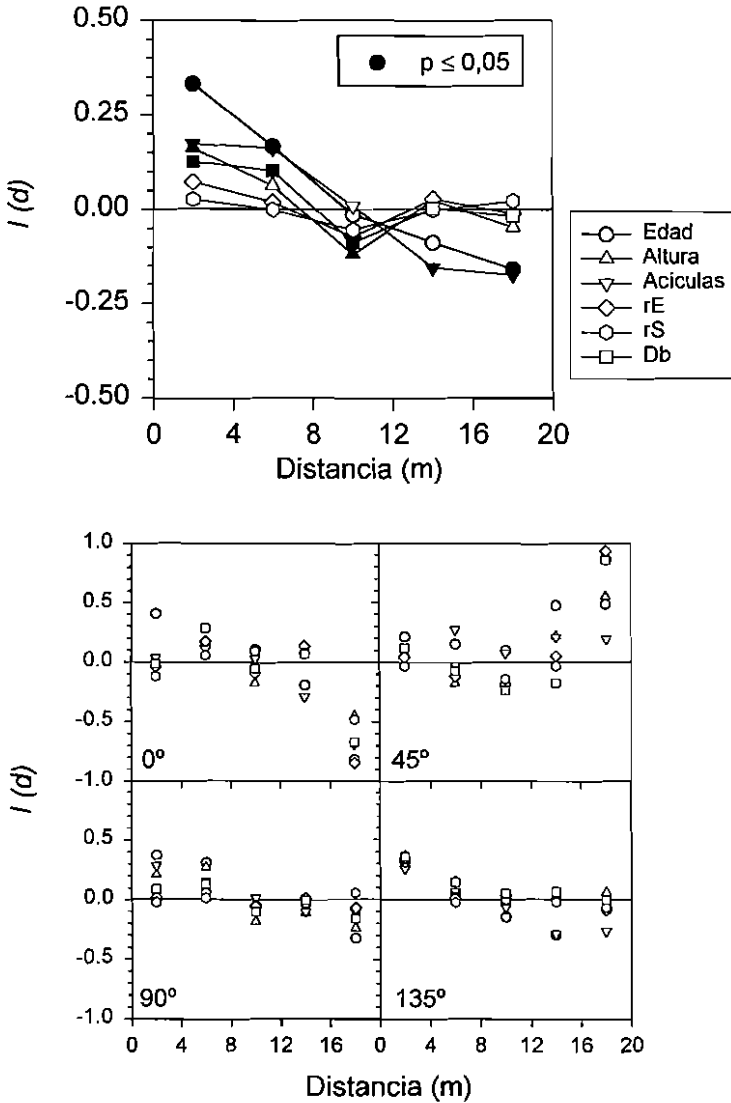


Fig. 8. Correlogramas espaciales de Moran en los casos omnidireccional (gráfico superior, índice de Moran $I(d)$) y direccional (0°, 45°, 90° y 135°; gráficos inferiores, índice de Moran $I(d)$) para las siguientes variables medidas en individuos vivos de *P. uncinata* situados dentro del bosque o en su límite ($y = 80-100$ m): edad estimada, altura, cohortes de acículas, radios de las copas en dirección E (rE) y S (rS) y diámetro basal (Db). Las direcciones 90° y 0° corresponden a los ejes x e y de la parcela, respectivamente. Se calculó el nivel de significación sólo en el caso omnidireccional y los valores individuales significativos se indican mediante símbolos negros ($p \leq 0,05$). En el caso omnidireccional, los correlogramas de la edad, la altura, el número de cohortes de acículas y el diámetro basal fueron globalmente significativos ($p \leq 0,05$). [Spatial correlograms based in Moran index ($I(d)$) for the omnidirectional (upper graph) and directional cases (0°, 45°, 90° and 135°; lower graphs) for the next variables measured in living *P. uncinata* individuals located inside the forest or near its limit ($y = 80-100$ m): estimated age, height, needle cohorts, crown radii along the E (rE) and S (rS) directions and basal diameter (Db). The 90° and 0° directions represent the x and y plot axes, respectively. The significance level was calculated only in the omnidirectional case and the significant individual correlation values are shown as black symbols ($p \leq 0.05$). In the omnidirectional case, the correlograms for age, height, number of needle cohorts, and basal diameter were globally significant ($p \leq 0.05$).]

nada con la sequía del verano de 1994 o con las intensas nevadas del invierno de 1995. De hecho, los años 1983-86 y 1992-94 mostraron internodos cortos y un bajo crecimiento vertical en individuos por encima del límite del bosque (CAMARERO & GUTIÉRREZ, datos sin publicar).

Se puede suponer que el clima fue adverso para el crecimiento de *P. uncinata* y también debió serlo para la regeneración que fue baja en esos períodos. Sin embargo, el crecimiento vertical durante el período 1988-91 fue alto pero la regeneración sólo fue alta en 1991.

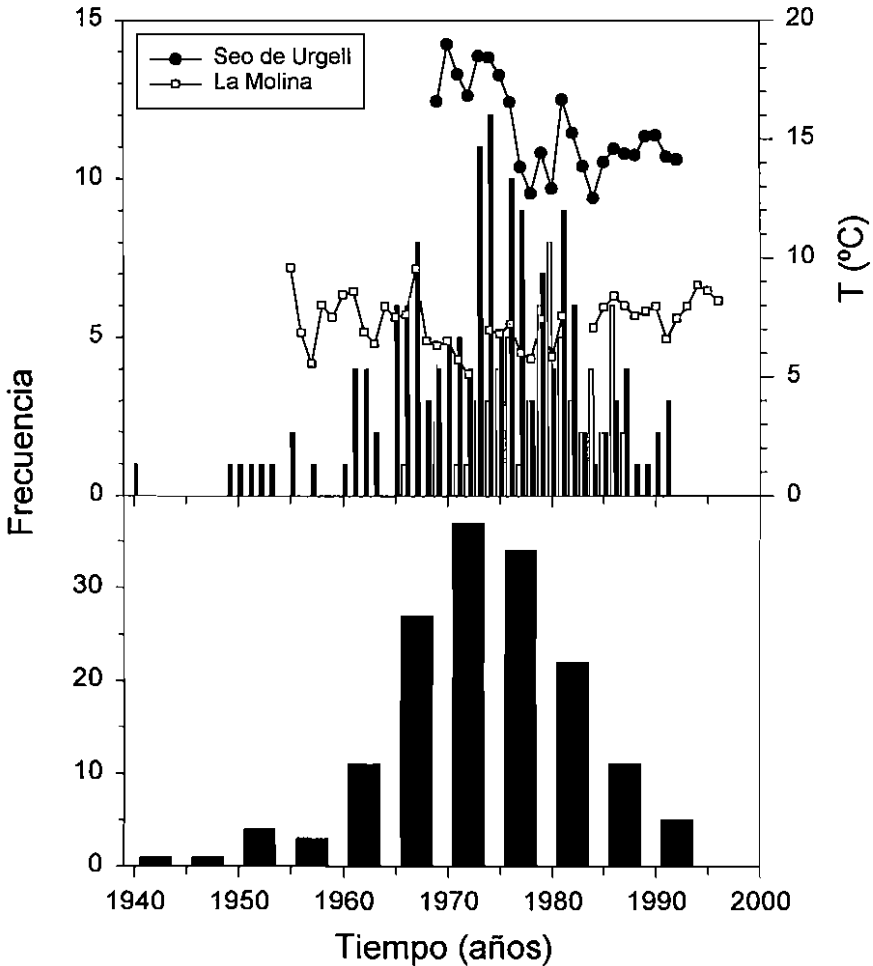


Fig. 9. Variables climáticas (temperatura media primaveral –abril, mayo y junio– de la Seo de Urgell y La Molina) y distribución de los individuos de *P. uncinata* más jóvenes (60 años <, barras negras) del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos de los Estanys de la Pera según su fecha de establecimiento estimada (edad estimada contando el número de internodos del tronco) en clases de 1 (gráfico superior) y 5 años (gráfico inferior). Las barras blancas del gráfico superior corresponden a individuos muy jóvenes (30 años <) situados próximos pero fuera de la parcela. [Climatic variables (mean spring temperature –April, May and June– for Seo de Urgell and La Molina stations) and temporal distribution of younger *P. uncinata* individuals (60 years <, black bars) in the Estanys de la Pera subalpine forest-alpine pasture ecotone according to their estimated establishment date (the estimated age is the number of internodes along the main stem) as 1 (upper graph) and 5 years classes (lower graph). The white bars of the upper graph show very young *P. uncinata* individuals (30 years <) located near the plot but outside its limits.]

Las temperaturas de abril, mayo, junio medidas en La Seo de Urgell mostraron correlaciones positivas y significativas con el número de individuos establecidos dentro de la parcela ($r_1 = 0,45$, $p < 0,05$, $n = 24$; $r_2 = 0,48$, $p < 0,05$, $n = 23$; $r_3 = 0,60$, $p < 0,01$, $n = 25$; respectivamente). Sólo la precipitación de julio mostró una relación positiva importante aunque no significativa con la regeneración ($r_1 = 0,35$, $p = 0,09$, $n = 25$). Sin embargo, algunas temperaturas mensuales medidas en La Molina mostraron relaciones negativas con la regeneración, aunque menores en valor absoluto que las de Seo de Urgell (abril, $r_1 = -0,35$, $p < 0,05$, $n = 40$; febrero, $r_1 = -0,30$, $p = 0,06$, $n = 40$; noviembre, $r_1 = -0,32$, $p < 0,05$, $n = 41$). Sólo en uno de estos meses las precipitaciones totales estaban positivamente relacionadas con la regeneración (febrero, $r_1 = 0,22$, $p = 0,18$, $n = 39$).

Los datos promediados por estaciones mostraron en el caso de la Seo de Urgell y para primavera, relaciones positivas entre la temperatura y el establecimiento ($r_1 = 0,58$, $p < 0,01$, $n = 24$; Fig. 9) y negativas entre la precipitación primaveral y el establecimiento ($r_1 = -0,36$, $p = 0,08$, $n = 25$). Esta última relación también aparecía usando sólo los individuos jóvenes externos a la parcela ($r_1 = -0,31$, $p = 0,13$, $n = 25$). La temperatura estival en esta estación estaba relacionada de forma negativa con el reclutamiento de los individuos muy jóvenes externos a la parcela ($r_1 = -0,48$, $p < 0,05$, $n = 25$). Respecto a La Molina, tanto las temperaturas primaverales ($r_1 = -0,33$, $p < 0,05$, $n = 40$) como las invernales ($r_1 = -0,36$, $p < 0,05$, $n = 37$) estaban negativamente asociadas con la frecuencia de individuos establecidos. Además, estas últimas relaciones se reforzaban para los datos climáticos desfasados un número de años respecto a la regeneración ($t-n_i$, donde t es el año de establecimiento; p. ej. para la temperatura primaveral, $n_i = 1$, $r_1 = -0,35$, $n = 40$; $n_i = 2$, $r_1 = -0,44$, $n = 39$; $n_i = 3$, $r_1 = -0,45$, $n = 38$; $p < 0,05$ en todos los casos). Para el caso de la temperatura invernal en La Molina, los datos desfasados tres años ($n_i = 3$) estaban inversamente relacionados con el establecimiento ($r_1 = -0,74$, $n = 35$, $p < 0,001$) mientras que los de precipitación lo estaban directamente ($r_1 = 0,42$, $n = 37$, $p < 0,01$). La

temperatura invernal del año anterior ($n_i = 1$) en la Seo de Urgell estaba positivamente relacionada con la regeneración ($r_1 = 0,40$, $n = 23$, $p = 0,06$).

Riqueza y diversidad de especies arbustivas y herbáceas

Los sustratos más abundantes (porcentaje del total de contactos $> 5\%$) fueron: roca (50,99%), materia orgánica (29,54%) y suelo (9,90%). Algunas plántulas de *P. uncinata* muestreadas fuera de la parcela ($n = 18$) aparecieron en los siguientes sustratos: cerca de piedras (27,78%), suelo (27,78%), herbáceas-materia orgánica (27,78%) y sólo herbáceas (16,66%). Las especies arbustivas y herbáceas de mayor cobertura ($> 2\%$ cada una) en la parcela estudiada fueron, en orden decreciente: *Festuca* spp. (*F. gr. rubra*, *F. eskia* y *F. indigesta*, 25,58%), *Juniperus communis* subsp. *alpina* (19,97%), *Calluna vulgaris* (7,43%), *Vaccinium myrtillus* (5,94%), *Agrostis rupestris* (5,94%), gramíneas sin identificar (5,28%), *Lotus corniculatus* (2,64%) y *V. uliginosum* (2,31%). Varias de las especies mencionadas son silicícolas (p. ej. *F. eskia* y *A. rupestris*). El número total de especies arbustivas y herbáceas encontradas dentro de la parcela fue 16. La cobertura de *P. uncinata* fue un 13,37%.

Las figuras 10 y 11 muestran la variación a lo largo de la pendiente de las coberturas de los sustratos y de las especies arbóreas, arbustivas y herbáceas promediadas para todos los transectos cada 10 m a lo largo del eje y (estos valores medios fueron también correlacionados entre sí). Se observó un descenso de sustratos rocosos al aproximarnos al bosque y un aumento de la presencia de materia orgánica y suelo. En cuanto a las especies arbustivas y herbáceas, mostraron un descenso brusco de diversidad en $y = 30-40$ m (las medias de diversidad en $y = 20-30$ m e $y = 30-40$ m fueron significativamente distintas, $p < 0,01$), coincidiendo con aumento de la cobertura de *Festuca* spp. Dentro del bosque, disminuyen las coberturas de *Festuca* spp, *J. communis* subsp. *alpina* y *V. uliginosum*. La cobertura de *P. uncinata* aumentó significativamente al descender por el ecotono y aumentar el valor de la coor-

denada y ($r_s = 0,65$, $p < 0,05$, $n = 10$), mientras que la presencia de sustrato rocoso disminuyó ($r_s = -0,69$, $p < 0,05$, $n = 10$). Se encontró una correlación negativa y significativa entre sustratos rocosos y sustratos formados por materia orgánica ($r_s = -0,75$, $p < 0,05$, $n = 10$) y entre

sustratos rocosos y cobertura de *P. uncinata* ($r_s = -0,80$, $p < 0,01$, $n = 10$). Finalmente, la diversidad media disminuyó al aumentar la cobertura de especies de *Festuca* ($r_s = -0,69$, $p < 0,05$, $n = 10$). La variabilidad del valor medio de diversidad aumentó en el límite del bosque (Fig. 11).

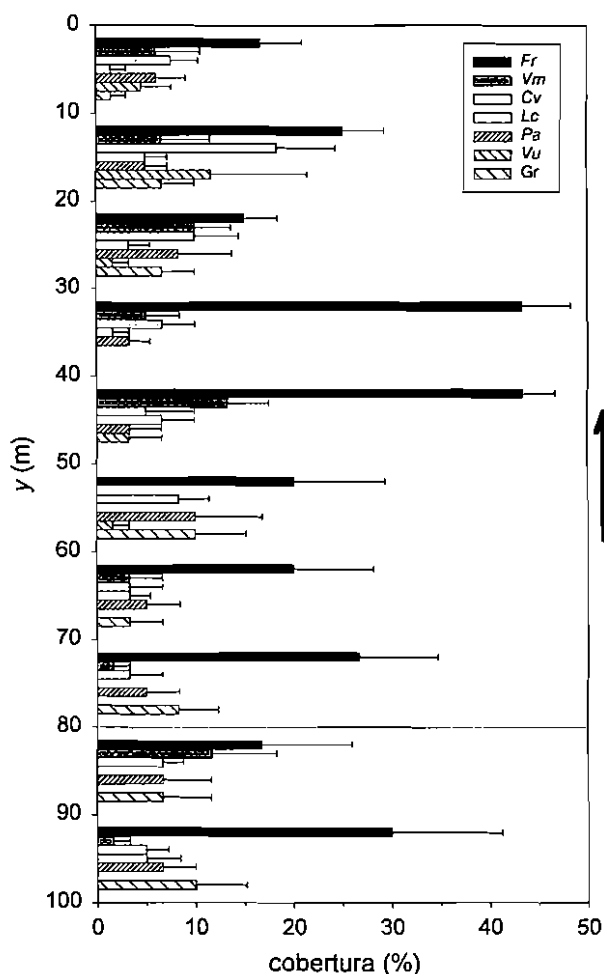


Fig. 10. Variación espacial a lo largo de la pendiente (eje y) en el ecotono de los Estanys de la Pera para las principales especies herbáceas y arbustivas. Se han promediado las coberturas para los 6 transectos cada 10 m a lo largo del eje y (las barras de error representan la desviación estándar, SD). La línea horizontal representa el límite del bosque. Abreviaturas: Fr, *Festuca* spp. (sobre todo *F. gr. rubra*); Vm, *Vaccinium myrtillus*; Cv, *Calluna vulgaris*; Lc, *Lotus corniculatus*; Pa, *Agrostis rupestris*; Vu, *V. uliginosum*; Gr, gramíneas sin identificar. La flecha negra apunta pendiente arriba. [Spatial variation along the slope (y axis) in the Estanys de la Pera ecotone for the main herbaceous and shrubby species. The bars are mean cover values for the 6 measured transects every 10 m along the y axis (the error bars are standard deviations, SD). The horizontal line is the forest limit. Abbreviations: Fr, *Festuca* spp. (mainly *F. gr. rubra*); Vm, *Vaccinium myrtillus*; Cv, *Calluna vulgaris*; Lc, *Lotus corniculatus*; Pa, *Agrostis rupestris*; Vu, *V. uliginosum*; Gr, other gramineous species. The black arrow points upslope.]

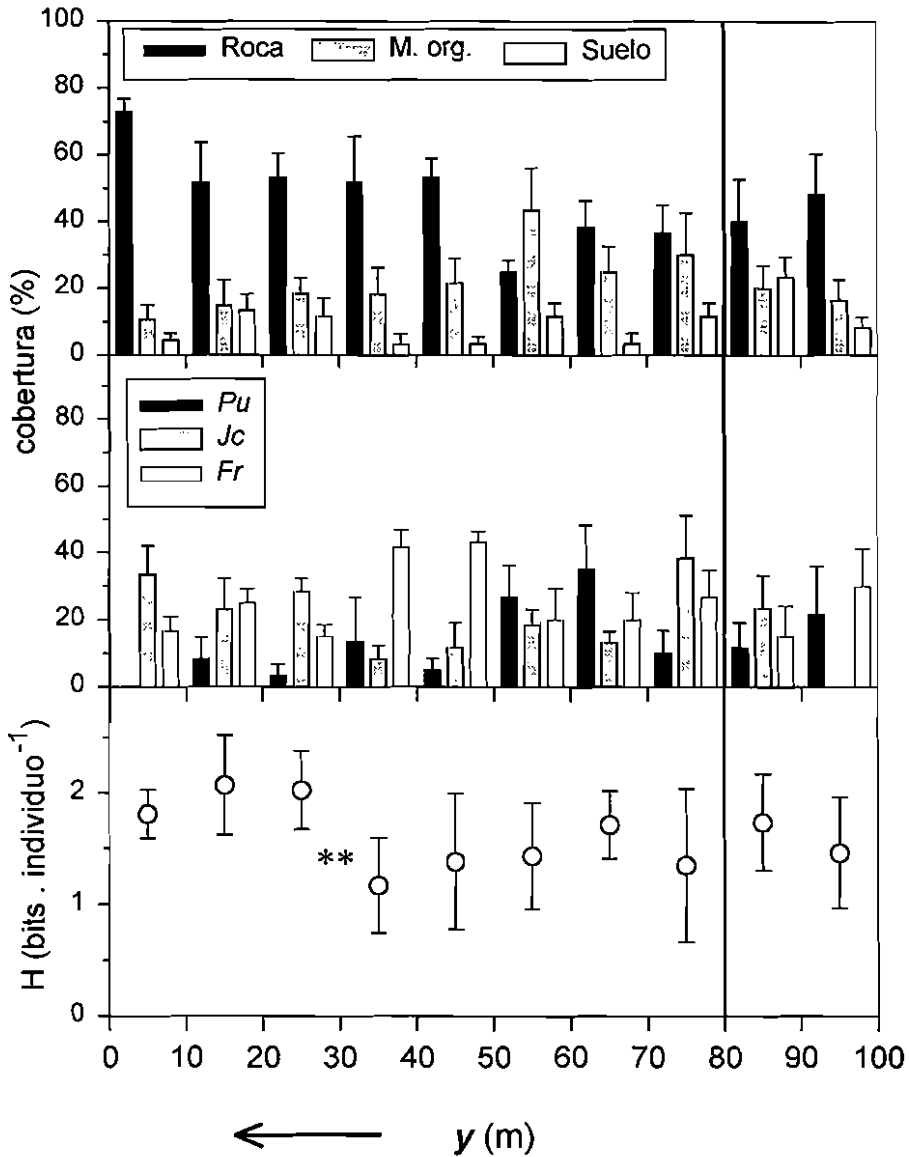


Fig. 11. Variación espacial a lo largo de la pendiente (eje y) en el ecotono de los Estanys de la Pera de la presencia de los principales sustratos (roca, materia orgánica y suelo), la cobertura de *Pinus uncinata* (Pu) y *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Jc) y la diversidad de especies arbustivas y herbáceas (H, índice de Shannon-Weaver). Se comparan con la cobertura de *Festuca* spp. (Fr, mostrada en la Fig. 10). Como en la Fig. 10, se muestran valores medios de cobertura (\pm SD) junto a promedios de diversidad (\pm SD) cada 10 m a lo largo del eje y. Los dos asteriscos de la gráfica de diversidad muestran las diferencias significativas ($p < 0,01$) entre dos promedios de diversidad contiguos. La línea gris vertical representa el límite del bosque. La flecha negra apunta pendiente arriba. [Spatial variation along the slope (y axis) in the Estanys de la Pera ecotone of the main substrates (rock, organic matter and soil), *P. uncinata* (Pu) and *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Jc) covers, and the diversity of the shrubby and herbaceous species (H, Shannon-Weaver index). The cover values are compared with cover values of *Festuca* spp. (Fr, shown in the Fig. 10). As in the Fig. 10, the cover and diversity values are mean values (\pm SD) calculated every 10 m along the y axis. The two asterisks in the lower graph show significant differences ($p < 0.01$) between two contiguous mean diversity values. The vertical grey line is the forest limit. The black arrow points upslope.]

El número medio de especies de arbustos y herbáceas (\pm SD) registrado en la parcela de estudio (3 ± 1 , valor máximo = 5) fue significativamente menor que los hallados en Ordesa (4 ± 2 , máx. = 10; $p < 0,001$, $n = 101$) y el Tessó (4 ± 1 , máx. = 8; $p < 0,001$, $n = 101$). La diferencia entre Ordesa y el Tessó fue ligeramente significativa ($p < 0,05$, $n = 141$). Considerando sólo la zona más elevada de la parcela, común a los tres sitios ($y = 0-100$), las diferencias significativas respecto a los Estanys de la Pera se mantienen pero desaparecen entre Ordesa y Tessó ($p = 0,94$, $n = 101$), que pasan a mostrar valores del número de especies de 5 ± 2 (máx. = 10) y 5 ± 1 (máx. = 8), respectivamente. El ecotono de Ordesa muestra la mayor variabilidad en cuanto al número de especies. Sólo el ecotono de Ordesa mostró una relación significativa ($p = 0,02$) y positiva ($r_s = 0,29$, $n = 70$) entre el número de individuos de *P. uncinata* y la riqueza de especies arbustivas y herbáceas, medidas ambas variables cada 2 m a lo largo de la pendiente (eje y).

Los espectros de diversidad mostraron pocos cambios bruscos, exceptuando su comienzo y pueden considerarse rectangulares (Fig. 12). La falta de solapamiento entre ellos indicó cierta heterogeneidad espacial perpendicular a la pendiente (como confirman los valores de desviación estándar de las medias de la diversidad, Fig. 11). El descenso brusco de diversidad antes comentado queda registrado tanto en los espectros de diversidad como en la gráfica de riqueza de especies cada 2 m (Fig. 12, gráfica de barras).

La diversidad de especies de arbustos y herbáceas decreció significativamente en los ecotonos de Ordesa (correlación entre el número de especies y el valor del eje y , $r_s = -0,69$, $p < 0,001$, $n = 141$) y del Tessó ($r_s = -0,51$, $p < 0,001$, $n = 141$) al disminuir la altitud (valores de y más elevados) y pasar de la zona de pastos, a la zona con árboles aislados y, finalmente, el bosque. Sin embargo, en la parcela de los Estanys de la Pera esta tendencia no apareció ($r_s = -0,01$, $p = 0,93$, $n = 101$). En comparación con los ecotonos de Ordesa y Tessó, la parcela de los Estanys de la Pera muestra una variación espacial de riqueza de especies de arbustos y herbáceas que podría definirse como sinusoidal (o en manchas)

con constantes subidas y bajadas (Figs. 12 y 13). La diversidad muestra el mismo patrón: un descenso al acercarnos al bosque en los ecotonos de Ordesa y Tessó y una gran variabilidad espacial en el caso de los Estanys de la Pera (Fig. 14).

Los correlogramas de Moran de la riqueza de especies arbustivas y herbáceas confirmaron la presencia de los patrones descritos (Fig. 15). Los ecotonos de Ordesa y Tessó mostraron gradientes claros de riqueza con un tamaño de mancha de 40-45 m (punto de corte del correlograma con el eje $I(d) = 0$ en la Fig. 15). Ambos correlogramas fueron significativos ($p \leq 0,05$). El correlograma de los Estanys de la Pera no fue globalmente significativo ($p > 0,05$) y mostró un tamaño de mancha de 10-15 m. Si se quita la tendencia a gran escala de la riqueza de especies y se analiza la estructura espacial de los residuos del ajuste, se puede discernir si existe otra variación a menor escala superpuesta al gradiente a mayor escala. Así, funciones lineales (número de especies $spp = a + b \cdot$ valor del eje y) permitieron describir este descenso de número de especies al adentrarnos en el bosque en los ecotonos de Ordesa ($a = 6,14$, $b = -0,032$, $r^2 = 0,46$, $p < 0,001$, $n = 141$) y Tessó ($a = 5,28$, $b = -0,015$, $r^2 = 0,24$, $p < 0,001$, $n = 141$). Los correlogramas de Moran de los residuos difirieron totalmente de los calculados sobre los datos originales. Sólo el correlograma del Tessó fue significativo ($p \leq 0,05$) mientras que el de Ordesa describía un proceso espacial aleatorio (Fig. 16). El correlograma de los residuos de riqueza de especies del Tessó mostró manchas de unos 25 m y un gradiente más atenuado que los datos brutos.

DISCUSIÓN

El ecotono estudiado no muestra una segregación espacial a lo largo de la pendiente de las distintas clases de tamaño, a diferencia de otros límites del bosque (Ordesa) donde esta segregación era clara y creaba fronteras bruscas en cuanto al tamaño y la forma de los árboles (CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999a; 1999b). La zona más afectada por los vientos invernales es la parte NO de la parcela ($x = 30$) donde las copas de los individuos adultos son claramente asimétricas

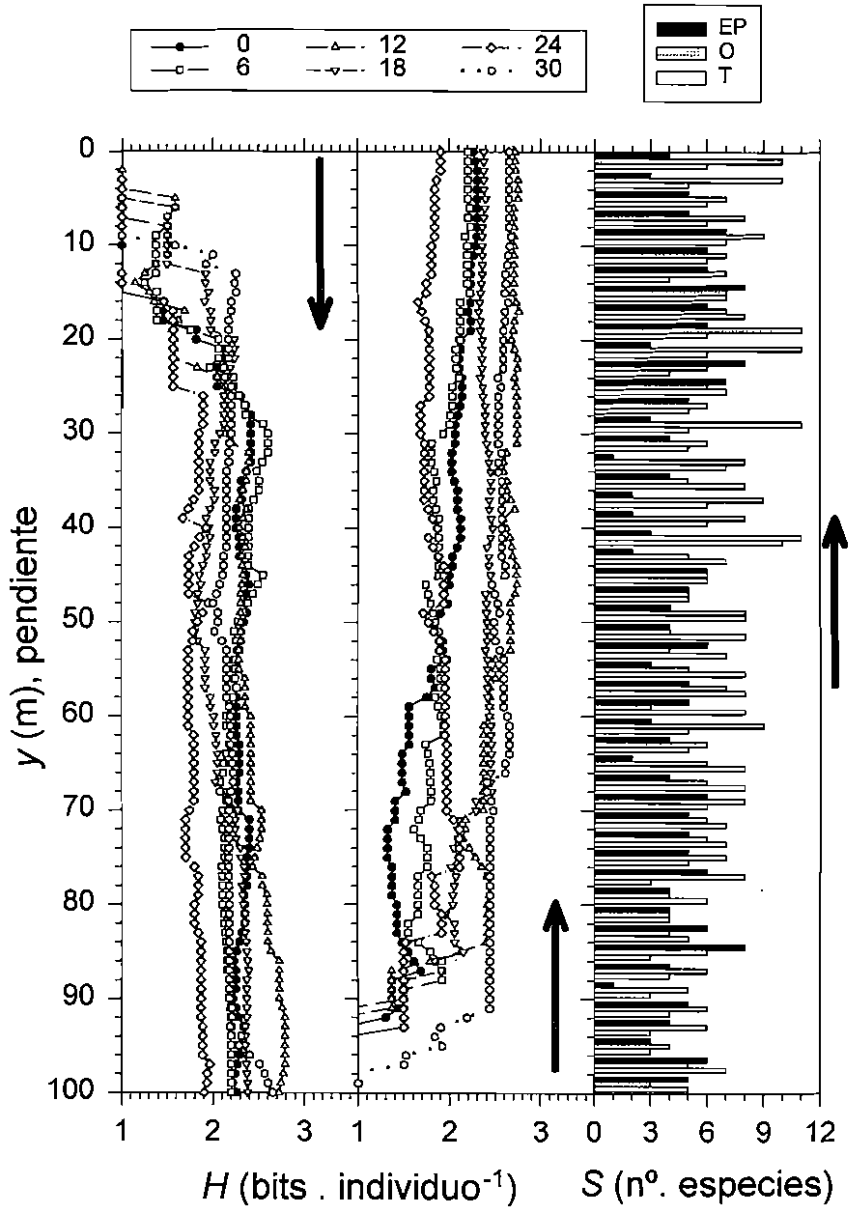


Fig. 12. Espectros de diversidad (H , índice de Shannon-Weaver) de las especies arbustivas y herbáceas calculados para el ecotono de los Estany de la Pera descendiendo o ascendiendo por la pendiente según indican las flechas grises y para cada uno de los 6 transectos colocados en el eje x a 0, 6, 12, 18, 24 y 30 m. Se comparan los espectros con la riqueza o número de especies (S , gráfica de barras) calculadas cada 2 m para todos los transectos juntos y para tres ecotonos: E. de la Pera (EP), Ordesa (O) y Tessó (T). La flecha negra de la etiqueta de las ordenadas apunta pendiente arriba. [Diversity spectra (H , Shannon-Weaver index) of the shrubby and herbaceous species calculated for the Estany de la Pera ecotone descending or ascending along the slope, as shown by the gray arrows, for every transect located along the x axis at 0, 6, 12, 18, 24 y 30 m (6 transects). The richness or number of species (S , bar graph) calculated every 2 m for all the transects and in three different ecotonos (E. de la Pera (EP), Ordesa (O) and Tessó (T)) is compared with the Estany de la Pera diversity spectra. The right black arrow points upslope.]

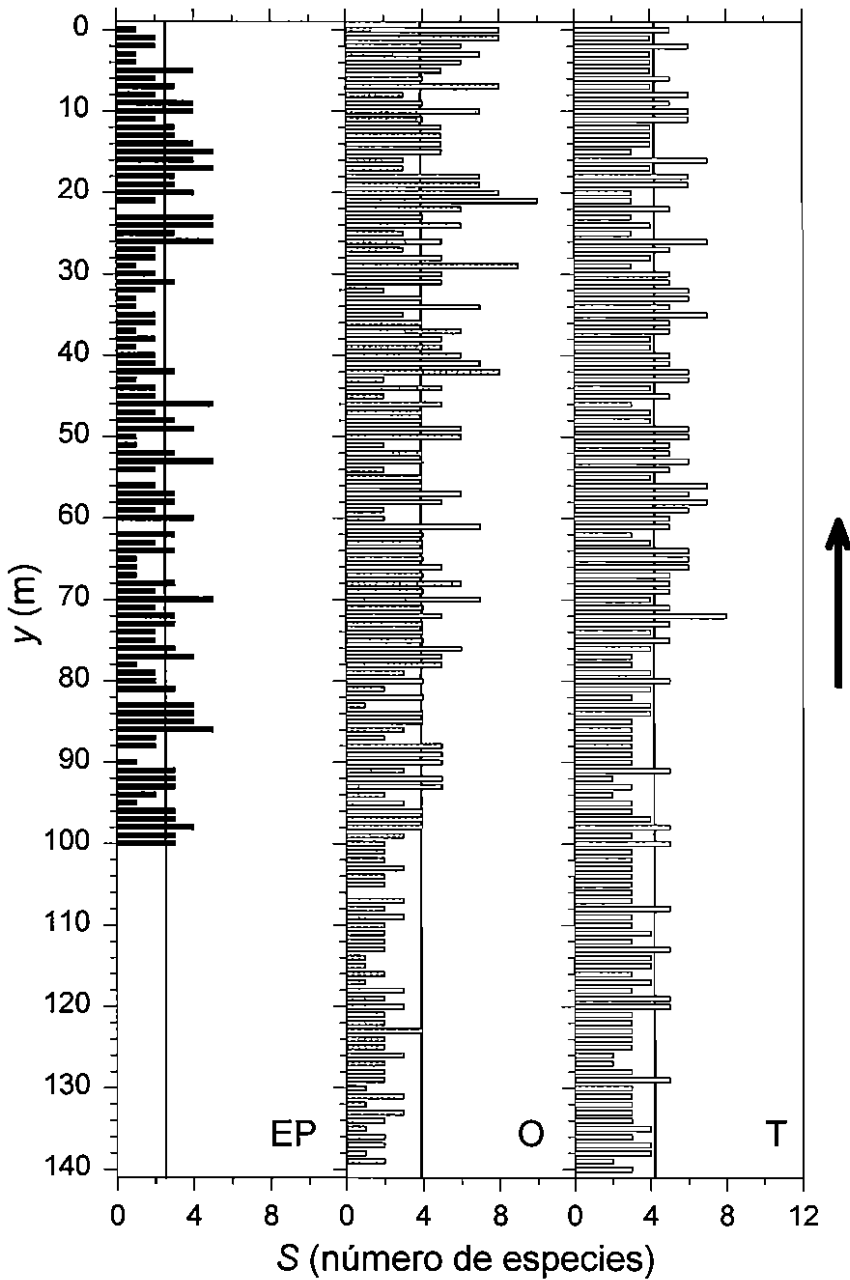


Fig. 13. Riqueza o número de especies (S) arbustivas y herbáceas a lo largo de tres ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos: Estanys de la Pera (EP), Ordesa (O) y Tessó (T). Las líneas verticales de cada gráfico muestran el valor medio para cada ecotono. La riqueza se calculó cada 1 m descendiendo por la parcela (eje y) y para un conjunto de 6 transectos. La flecha negra apunta pendiente arriba. [Richness (S) or number of shrubby and herbaceous species across three subalpine forest-alpine pasture ecotones: Estanys de la Pera (EP), Ordesa (O) and Tessó (T). The vertical lines for each graph show the mean richness value for each ecotone. The richness was calculated every 1 m descending along the y axis of the plots and for a set of 6 transects. The black arrow points upslope.]

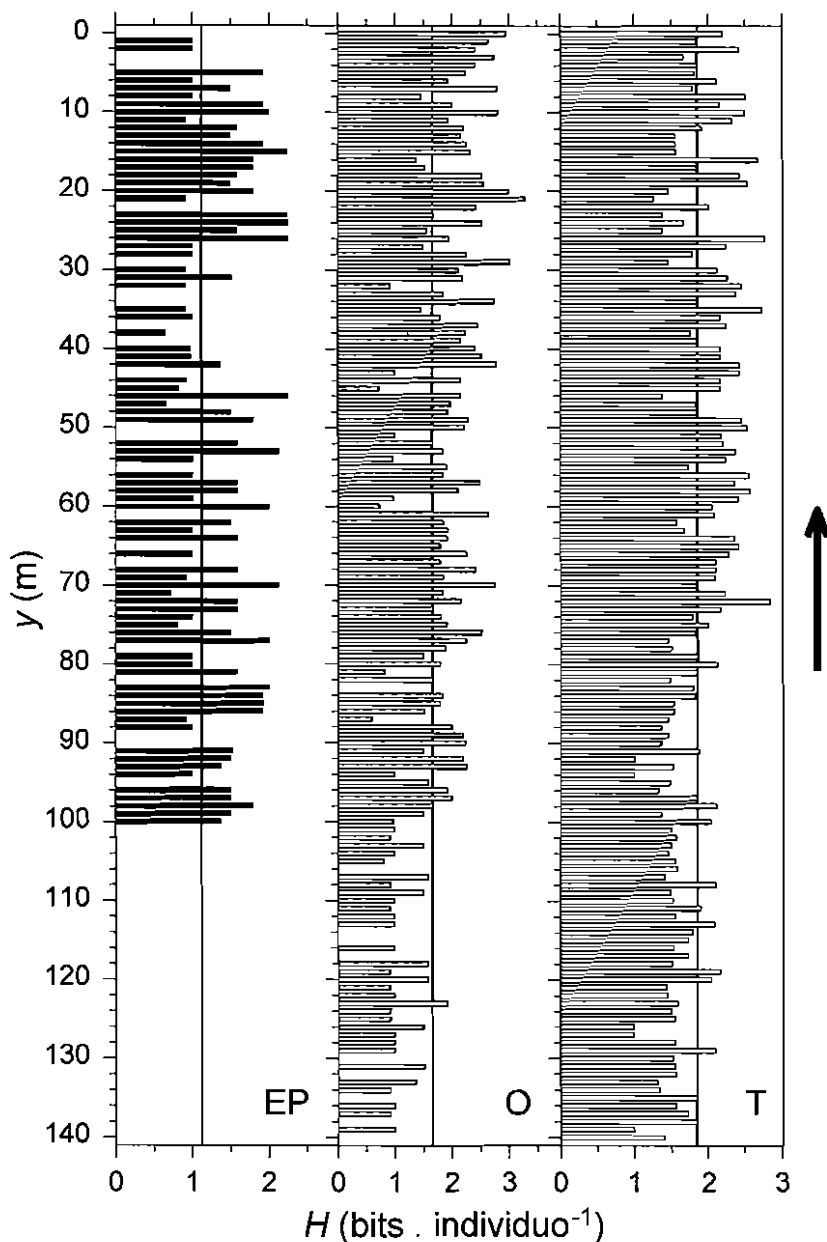


Fig. 14. Diversidad (H , índice de Shannon-Weaver) de especies arbustivas y herbáceas a lo largo de tres ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos: Estans de la Pera (EP), Ordessa (O) y Tessó (T). Las líneas verticales de cada gráfico muestran el valor medio para cada ecotono. La diversidad se calculó cada 1 m descendiendo por la parcela (eje y) y para un conjunto de 6 transectos. La flecha negra apunta pendiente arriba. [Diversity (H , Shannon-Weaver index) of shrubby and herbaceous species across three subalpine forest-alpine pasture ecotones: Estans de la Pera (EP), Ordessa (O) and Tessó (T). The vertical lines for each graph show the mean diversity value for each ecotone. The diversity values were calculated every 1 m descending along the y axis of the plots and for a set of 6 transects. The black arrow points upslope.]

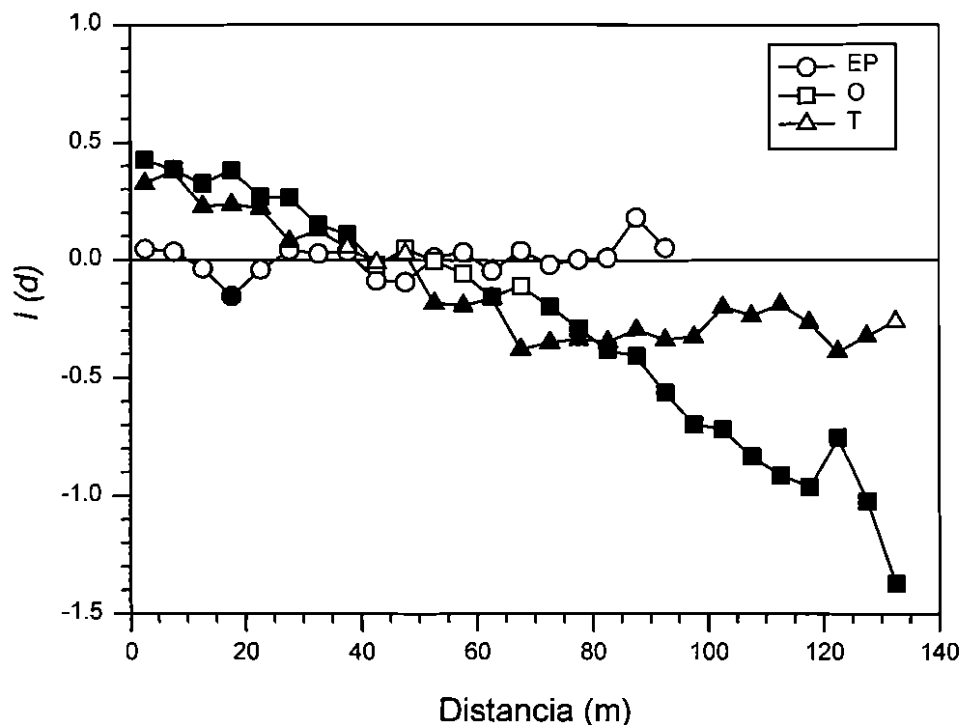


Fig. 15. Correlogramas espaciales de Moran (índice de Moran $I(d)$) para la riqueza o el número de especies (S) arbustivas y herbáceas a lo largo de tres ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos: Estanys de la Pera (EP), Ordesa (O) y Tessó (T) (datos de la Fig. 13). Las clases de distancia son de 5 m. Los valores individuales significativos se indican mediante símbolos negros ($p \leq 0,05$). Sólo los correlogramas de Ordesa y el Tessó son globalmente significativos ($p \leq 0,05$). [Spatial correlograms using Moran index ($I(d)$) for the richness (S) or number of shrubby and herbaceous species across three subalpine forest-alpine pasture ecotones: Estanys de la Pera (EP), Ordesa (O) and Tessó (T) (data from Fig. 13). The distance classes occupy 5 m. The significant individual correlation values are indicated as black symbols ($p \leq 0.05$). Only the Ordesa and Tessó correlograms were globally significant ($p \leq 0.05$).]

(en bandera, con las ramas vivas hacia el SE-E) y donde la edad de los individuos jóvenes disminuí (Tabla 1)

La característica estructural y espacial fundamental del ecotono estudiado son las manchas de árboles que lo forman, sobre todo por encima del límite del bosque (Figs. 2 y 3). La agregación descrita para los vástagos, para todos los individuos y para la interacción jóvenes-vástagos demuestran esta estructura en manchas (Fig. 7). Incluso la interacción adultos-vástagos es fuerte aunque no significativa al 99%. De acuerdo con los análisis del patrón de puntos, las manchas muestran una agregación fuerte dentro de ellas formando grupos de un diámetro próximo a los 10 m (Figs. 2 y 7). Esta dimen-

sión coincide con los gradientes hallados para diversas variables de los individuos vivos dentro del bosque (edad, altura, número de cohortes de acículas y diámetro basal), que mostraron un tamaño de mancha de 8-10 m (Fig. 8).

La formación de «islas» de árboles en el límite del bosque ha sido ya descrita en diversas cordilleras del mundo y es otro de los patrones espaciales junto a límites abruptos y graduales (BENEDICT, 1984; MALANSON, 1997). La agregación y formación de grupos de árboles puede deberse a una dispersión y regeneración en zonas preferidas o lugares adecuados para el establecimiento (caso de algunas especies cuyas semillas son dispersadas por pájaros), a la regeneración vegetativa, a la propia heterogeneidad

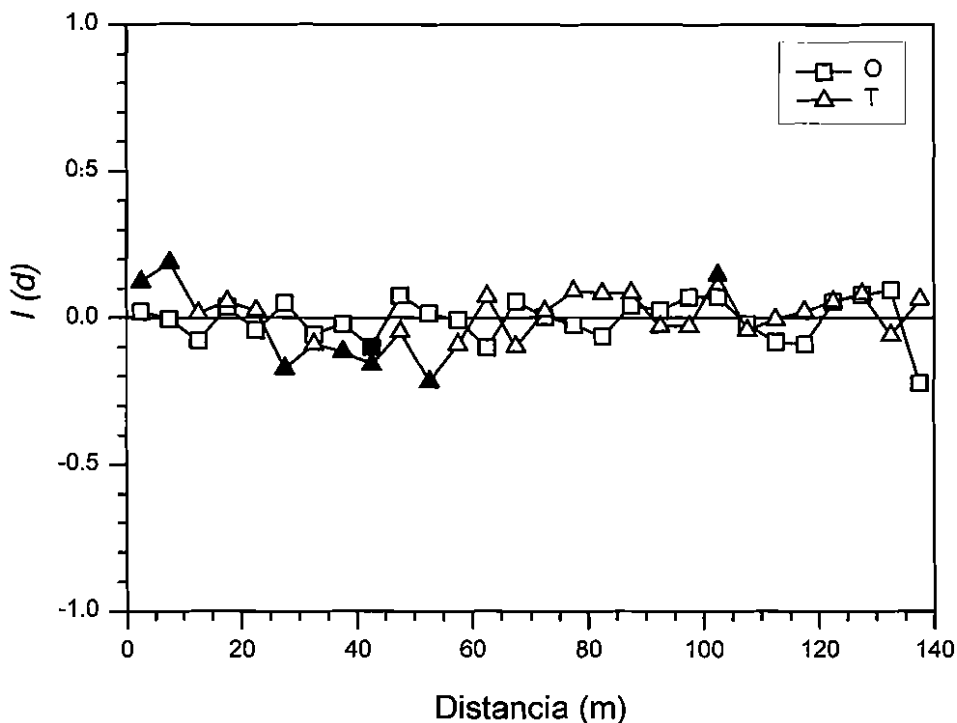


Fig. 16. Correlogramas espaciales de Moran (índice de Moran $I(d)$) para los residuos del ajuste lineal a la variación del número de especies (S) arbustivas y herbáceas a lo largo de dos ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos: Ordesa (O) y Tessó (T) (residuos del ajuste lineal de los datos de la Fig. 13). El ajuste lineal a los datos de riqueza de especies de los Estanys de la Pera no fue significativo (ver *Resultados*). Las clases de distancia son de 5 m. Los valores individuales significativos se indican mediante símbolos negros ($p \leq 0,05$). Sólo el correlograma del Tessó es globalmente significativo ($p \leq 0,05$). [Spatial correlograms using Moran index ($I(d)$) for the residuals of the linear fit of the richness (S) or number of shrubby and herbaceous species across two subalpine forest-alpine pasture ecotones: Ordesa (O) and Tessó (T) (residuals of the linear fit of the data of Fig. 13). The linear fit of the richness data of the Estanys de la Pera ecotone was not significant (see *Results*). The distance classes occupy 5 m. The significant individual correlation values are indicated as black symbols ($p \leq 0.05$). Only the Tessó correlogram was globally significant ($p \leq 0.05$).]

del medio físico, a perturbaciones locales que pueden ser antropogénicas (p. ej. talas, pastoreo o incendios) y a procesos de interacción positiva inter- o intraespecífica. Las perturbaciones locales humanas y los procesos de interacción intraespecífica podrían explicar la estructura del límite del bosque estudiado dada la capacidad de los agregados de árboles y de los árboles y formas krummholz de modificar su microambiente y favorecer la regeneración y el crecimiento (cambio de microclima, acumulación de materia orgánica y nieve, barrera frente al viento, modificación del suelo, etc.; HOLTMEIER & BROLL, 1992; SLATYER & NOBLE, 1992). Este

proceso puede definirse como una retroalimentación positiva en la que la vegetación modifica su microambiente bajo un gradiente ambiental continuo (el gradiente altitudinal p. ej.) convirtiéndolo en otro discontinuo (o en manchas) en términos de crecimiento y regeneración (*switch*, WILSON & AGNEW, 1992). Además, resultados teóricos recientes han demostrado la posibilidad de generar patrones como un ecotono brusco a lo largo de un gradiente ambiental, pero simulando procesos de interacción positiva intraespecífica (cooperación) como la mejora del microambiente y el aumento del reclutamiento (WILSON & NISBET, 1997). Otros casos de inte-

racción interespecífica ya han sido descritos para otros límites altitudinales del bosque (NOBLE, 1980; ARMAND, 1992).

Los árboles grandes y aislados descritos (Fig. 2) pueden ser restos relictuales de actividades humanas locales (talas, incendios, pastoreo). Los árboles grandes actuarían como «núcleos» de los agregados y facilitarían la dispersión y acelerarían la dinámica del límite del bosque. Se considera que posiblemente el ecotono estudiado está recolonizando zonas que antes ocupaba y de las que desapareció por perturbaciones humanas locales, aunque no se han hallado evidencias de talas o incendios (p. ej. carbón en los horizontes superficiales del suelo), que justifiquen esta idea. Dicha hipótesis podría justificarse si los agregados de árboles aparecieran en zonas donde el fuego no se extendiera con facilidad por la falta de cobertura herbácea (p. ej. en montículos rocosos donde los pastos son escasos pero existe cierta posibilidad de establecimiento para las plántulas). El ecotono estudiado se situaba en una carena rocosa que destaca sobre los pastos circundantes, por lo que la hipótesis de los agregados o islas de árboles como producto de perturbaciones humanas podría considerarse cierta (ver otros casos en KÖRNER, 1998; p. ej. MIEHE & MIEHE, 1994). La estructura descrita contrasta con los otros ecotonos estudiados (Ordesa-Las Cutas, Tessó), que están más próximos a una condición de equilibrio con las condiciones climáticas regionales.

La dominancia de los vástagos dentro y fuera de la parcela (Figs. 3 y 5) y la ausencia de muchas plántulas por encima del límite del bosque parecen indicar la ausencia de un reclutamiento abundante y reciente en el ecotono pero muestran la importancia de pasados episodios de reclutamiento (1970-80) próximos en el tiempo (Fig. 9). Parece ser que las primaveras cálidas y los veranos sin estrés hídrico favorecen la regeneración de *P. uncinata* en el límite del bosque de los Estanys de la Pera. Los resultados contradictorios de las correlaciones con datos climáticos de la Molina podrían explicarse porque, a pesar de su proximidad geográfica y elevada altitud, esta estación se sitúa en una orientación casi opuesta a la del ecotono descrito y las diferencias

climáticas entre las vertientes N y S de la Cerdanya son muy grandes (XERCAVINS, 1981).

Se ha puesto de manifiesto en trabajos previos la relación positiva entre reclutamiento y precipitación en primavera (abril) y verano (julio) para otros límites del bosque pirenaicos y para una población aislada del Sistema Ibérico (Castillo de Vinuesa) que reciben mayor precipitación anual que el aquí estudiado (CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999b; 1999c). Además, las temperaturas altas en mayo favorecieron el establecimiento en el Tessó. Usando datos de temperaturas mínimas y máximas, se puso de manifiesto que elevadas temperaturas mínimas y bajas temperaturas máximas (más relacionadas con la disponibilidad hídrica) favorecerían el establecimiento en el Tessó. Este argumento podría explicar los resultados obtenidos comparando las dos estaciones usadas para los Estanys de la Pera. Las temperaturas elevadas en la Molina estarían asociadas con sequía y no favorecerían la regeneración mientras las temperaturas elevadas de Seo de Urgell estarían relacionadas con el comienzo de la estación vegetativa y el paso de nieve a reservas hídricas, lo que favorecería el establecimiento.

Este argumento está confirmado por los cambios de tendencia entre regeneración y la temperatura media primaveral registrada en La Molina (Fig. 9). La temperatura disminuye y la regeneración aumenta a finales de los 60 y principios de los 70 y, a partir de esa fecha, la temperatura aumenta ligeramente y la regeneración disminuye a partir de los máximos a mediados de los 70. Estos cambios de tendencia sugieren el efecto negativo de elevadas temperaturas primaverales y posibles sequías para el establecimiento en el límite del bosque. Otros autores han sugerido también la importancia no sólo de las condiciones térmicas sino de una humedad adecuada para la supervivencia de las plántulas en límites del bosque con escasa precipitación en primavera y verano, como los situados en la Sierra Nevada en California (LLOYD, 1996).

Nuestros resultados muestran la complejidad de las relaciones clima-regeneración en zonas con tanta variabilidad meteorológica como las montañas. En cualquier caso, la humedad edáfica

ca ha sido considerada un factor clave para la supervivencia de plántulas de *P. uncinata* (PUIG, 1982). Las piñas de *P. uncinata* maduran pasados dos veranos y la diseminación sucede en la primavera del tercer año (CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE, 1979), por lo que las bajas temperaturas invernales desfasadas tres años respecto a la regeneración ($t-3$) podrían reducir la producción de semillas y afectar negativamente al establecimiento. Tales relaciones entre clima y producción de conos ya han sido descritas para otras coníferas subalpinas (WOODWARD *et al.*, 1994). No existió sincronización en la regeneración entre el ecotono estudiado y otro ya descrito en el Tessó del Son, que mostró máximos de reclutamiento en 1956-60 y 1986-90 (CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999b), por lo que ambos procesos no son efecto de las mismas variables climáticas o bien cada sitio ha experimentado distintas perturbaciones.

Las diferencias en cuanto a riqueza de especies y diversidad entre los tres ecotonos pueden deberse, en parte, a las distintas épocas de muestreo (más tardía en los Estanys de la Pera). La relación positiva entre frecuencia de individuos de *P. uncinata* y riqueza de especies arbustivas y herbáceas hallada en el ecotono de Ordesa puede explicarse por la gran diversidad de sus pastos sobre sustratos básicos y ácidos (areniscas) o a la abundancia de formas de *P. uncinata* arbustivas (krummholz) lo que disminuye su cobertura respecto a formas mayores arbóreas y permite el desarrollo de pastos de elevada diversidad (CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999a).

Al acercarnos al bosque aumentaron la cobertura de *P. uncinata* y la presencia de materia orgánica, principalmente acículas y otros restos de pino, mientras disminuyeron los sustratos rocosos (Fig. 11). Esta variación es un ejemplo de cómo los árboles pueden modificar su nicho de regeneración (GRUBB, 1977). Por otro lado, la diversidad disminuyó en zonas de mucha cobertura de *Festuca* spp., la principal especie del estrato arbustivo-herbáceo, lo que produjo leves descensos en los espectros de diversidad (p. ej. $y = 30-50$, Figs. 10 y 12).

La estructura espacial de la riqueza de especies arbustivas y herbáceas (Fig. 13) y de los resi-

duos del ajuste linear entre riqueza y posición en el ecotono (Figs. 15 y 16) corresponden a un gradiente verdadero (Ordesa) y a uno falso (Tessó), según los tipos descritos por DUTILLEUL & LEGENDRE (1993). El gradiente verdadero desaparece al ajustar el modelo linear, mientras que el falso no (Fig. 16). El gradiente verdadero estaría caracterizado por una mayor importancia de la heterogeneidad de medias respecto a la de varianzas debido al efecto de variables ambientales que actúan a escalas espaciales grandes (p. ej. el gradiente altitudinal de temperatura). Sin embargo, en el gradiente falso predominan los efectos a escala espacial local y la heterogeneidad de varianzas (LEGENDRE, 1993; DUTILLEUL, 1998). Por contra, el ecotono de los Estanys de la Pera no muestra ninguna estructura espacial aparente a lo largo del ecotono (Figs. 12, 13 y 14), lo que puede ser debido a la estructura en manchas de sus árboles, ya descrita para otros límites forestales altitudinales (SLATYER & NOBLE, 1992). Se ha encontrado la situación inversa en cuanto a la estructura espacial de variables de tamaño de *P. uncinata*, ya que la altura de los individuos formó un gradiente falso y otro verdadero en Ordesa y Tessó, respectivamente (ver p. ej. CAMARERO & GUTIÉRREZ, 1999a y este volumen).

La estructura de manchas de árboles puede modificar mucho el microambiente y de forma heterogénea ya que, en un medio tan estresante como los límites del bosque y del árbol, cualquier modificación del medio por los árboles puede suponer grandes cambios para crecer o establecerse con éxito (ARMAND, 1992). Así, las manchas descritas para la riqueza de especies del Tessó (25 m) pueden corresponder a espacios sin cobertura densa de *R. ferrugineum* por encima del bosque y a espacio sin cobertura densa de *P. uncinata* ya dentro del bosque (CAMARERO *et al.*, 1998). Se han descrito densas formaciones de *R. ferrugineum* capaces de dificultar el establecimiento de otras especies (PORNON & DOCHE, 1995). Un efecto similar de reducción de diversidad lo produjo *Festuca* spp. en la parcela de los Estanys de la Pera aunque sin aparente estructura espacial en la variación de la riqueza de especies arbustivas y herbáceas.

CONCLUSIONES

El ecotono bosque subalpino-pastos alpinos descrito cerca de los Estanys de la Pera se caracterizó por una distribución de individuos de *P. uncinata* en manchas o agregados y la ausencia de estructura espacial de la riqueza de especies arbustivas y herbáceas. Los análisis del patrón de puntos (K de Ripley) y de superficies (correlogramas omnidireccionales y direccionales de Moran) mostraron esta agregación y pusieron de manifiesto el tamaño medio de mancha dentro del bosque para diversas variables (p. ej. 8-10 m para la edad estimada). Las condiciones limitantes del crecimiento en el ecotono quedaron ilustradas por la forma en bandera de diversos individuos adultos, con sus ramas vivas orientadas al E-SE en dirección opuesta al viento dominante (O-NO). Los mejores predictores de la edad estimada de los individuos menores de 60 años fueron la altura y el diámetro basal. El ecotono estudiado estaba dominado por vástagos, por *Festuca* spp. y *J. communis* subsp. *alpina* en la comunidad arbustiva-herbácea y por sustratos rocosos y materia orgánica. La dominancia de los componentes de la comunidad arbustiva-herbácea y los sustratos cambió espacialmente en función de la posición del límite del bosque y de la cobertura y el tipo de individuos de *P. uncinata* predominantes (p. ej. adultos y vástagos en el bosque). El ecotono descrito presentó una menor riqueza de especies arbustivas y herbáceas que otros ecotonos bosque subalpino-pastos alpinos pirenaicos menos disturbados localmente (Ordesa y Tessó). Tampoco mostró una tendencia espacial de disminución de riqueza al descender hacia el bosque lo que podría indicar posibles procesos de perturbación local reciente y su relación con la estructura en agregados de árboles. Se detectaron dos máximos de establecimiento (1965-67 y 1973-77), que correspondieron a clases de tamaño claramente diferenciadas, y un máximo global de

establecimiento en 1970-80. La relación positiva más consistente entre clima y establecimiento apareció entre períodos de elevado establecimiento y primaveras cálidas para el año de establecimiento (t). Se encontró cierta influencia del clima previo ($t-3$) al del año de establecimiento (t), estando relacionado este efecto posiblemente con la formación y maduración de conos.

Las observaciones realizadas en el ecotono bosque subalpino-pastos alpinos de los Estanys de la Pera sugieren la importancia de perturbaciones locales recientes (p. ej. incendios o pastoreo) como desencadenantes de la estructura en agregados que después actúan como núcleos de recolonización. No existen aún estudios que describan la interacción de este tipo de perturbaciones con otras regionales aunque también antropogénicas (cambio global). La respuesta de estos ecotonos dependerá mucho de su estructura espacial ya que una estructura en agregados de árboles, como la aquí descrita, puede permitir el establecimiento en sitios privilegiados próximos a los agregados («avanzadillas»), que pueden modificar su microambiente. Futuros estudios deberían cuantificar la influencia de los agregados de árboles e incluso de individuos aislados arbustivos sobre la regeneración en el límite del bosque.

AGRADECIMIENTOS

En el monte agradecemos la gran ayuda de N. Jiménez, M. Ribas, R. Romano y J. Tardif. Muchas gracias a A. Ferré y a J. M. Ninot por su ayuda botánica. Gracias al Dr. R. P. Duncan por permitirnos usar sus programas de análisis espacial. Este trabajo ha sido financiado por un proyecto de la CICYT (Ref. AMB95-0160) y mediante una beca F.P.I. al primer autor (Ref. AP93-72784356) y otra de corta estancia en el extranjero de la CIRIT (Generalitat de Catalunya).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARMAND A. D. 1992. «Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction». In: HANSEN A. J. & DI CASTRI F. (Eds.) *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Springer-Verlag, pp 360-378, New York.
- BARBOUR M. G., BURK J. H. & PITTS W. D. 1987. *Terrestrial Plant Ecology*. The Benjamin Cummings Publ. Co., 604 pp., Menlo Park, California.
- BENEDICT J. B. 1984. «Rates of tree-island migration, Colorado Rocky Mountains, USA». *Ecology* 65: 820-823.
- BESAG J. 1977. «Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper». *Journal of the Royal Statistical Society B* 39: 193-195.
- BOSCH O., GINÉ L., RAMADORI E. D., BERNAT A. & GUTIÉRREZ E. 1992. «Disturbance, age and size structure in stands of *Pinus uncinata* Ram». *Pirineos* 140: 5-14.
- 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.
- CAIRNS D. M. & MALANSON G. P. 1998. «Environmental variables influencing the carbon balance at the alpine treeline: a modeling approach». *Journal of Vegetation Science* 9: 679-692.
- CAMARERO J. J., GUTIÉRREZ E. & FORTIN M.-J. 1998. «Estructura espacial del límite altitudinal del bosque en el Tessó del Son, P.N. de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici». En: *IV Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici*, pp. 75-94, Espot, Lleida.
- CAMARERO J. J. & GUTIÉRREZ E. 1999a. «Patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales).» *INIA-Serie Forestal* (En prensa).
- CAMARERO J. J. & GUTIÉRREZ E. 1999b. «Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish Central Pyrenees.» *Écoscience* (En prensa).
- CAMARERO J. J. & GUTIÉRREZ E. 1999c. «Estructura, patrón espacial y regeneración de un bosque de iniciación de *Pinus uncinata* Ram. en su límite occidental de distribución (Castillo de Vinuesa, Soria-La Rioja).» *Zubía* (En prensa).
- CANTEGREL R. 1983. «Le Pin à crochets pyrénéen: biologie, biochimie, sylviculture». *Acta Biologica Montana* 2-3: 87-330.
- CEBALLOS Y FERNÁNDEZ DE CÓRDOBA L. & RUIZ DE LA TORRE J. 1979. *Árboles y Arbustos de la España Peninsular*. Ed. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, 512 pp., Madrid
- CLIFF A. D. & ORD J. K. 1981. *Spatial processes: models and applications*. Pion Limited, 266 pp., London.
- CRESSIE N. A. C. 1993. *Statistics for spatial data*. J. Wiley & Sons, 900 pp., New York.
- 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: 257-265.
- DE BOLÓS O., VIGO J., MASALLES R. M. & NINOT J. M. 1993. *Flora manual dels Països Catalans*. Ed. Pòrtic, 1247 pp., Barcelona
- DÍAZ 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, 148 pp., London.
- DUNCAN R. P. 1991. «Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand.» *Journal of Ecology* 79: 1073-1084
- DUNCAN R. P. 1995. Spatial Analysis Programs (updated version). Dept. Plant Science, Lincoln Univ., Lincoln, Canterbury, New Zealand.
- DUNCAN R. P. & STEWART G. H. 1991. «The temporal and spatial analysis of tree age distributions.» *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1703-1710.
- DUTILLEUL P. 1998. «Incorporating scale in ecological experiments: study design.» In: PETERSON D. L. & PARKER T. (Eds.) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, pp. 369-386., New York.
- DUTILLEUL P. & LEGENDRE P. 1993. «Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept.» *Oikos* 66: 152-171.
- FORTIN M.-J. 1998. «Spatial Statistics in Landscape Ecology.» In: KLOPATEK J. M. & GARDNER R. H. (Eds.) *Landscape Ecological Analysis. Issues and Applications*. Springer-Verlag, pp. 253-279, New York-Berlin.
- GAMMA DESIGN SOFTWARE. 1992. «GS+. Geostatistics for the environmental sciences.» Version 2.3. Gamma Design Software, P. O. Box 201, Plainwell, Michigan, USA.
- GARCÍA RUIZ J. M. & LASANTA MARTÍNEZ T. 1990. «Land-use changes in the Spanish Pyrenees.» *Mountain Research and Development* 10: 267-279.
- GIL PELEGRÍN E. & 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. J. & DI CASTRI F. (Eds.) 1992. *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Springer-Verlag, 395 pp., New York.
- HOLTMEIER F. K. & BROLL G. 1992. «The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado Front Range, U. S. A.» *Arctic and Alpine Research* 24: 216-228.
- 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, 572 pp., Cambridge.
- HUSTICH I. 1979. «Ecological concepts and biographical zonation in the North: the need for a generally accepted terminology.» *Holarctic Ecology* 2: 208-217.
- KÖRNER Ch. 1998. «A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation.» *Oecologia* 115: 445-459.
- KULLMAN L. 1979. «Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915-1975.» *Acta Phytogeographica Suecica* 65: 1-121.

- KULLMAN L. 1990. «Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review.» *Norsk Geografisk Tidsskrift* 44: 103-116.
- 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.
- KUULUVAINEN T., JÄRVINEN E., HOKKANEN T. J., ROUVINEN S. & HEIKKINEN K. 1998. «Structural heterogeneity and spatial autocorrelation in a natural mature *Pinus sylvestris* dominated forest.» *Ecography* 21: 159-174.
- 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 P. & LEGENDRE L. 1998. *Numerical ecology. Developments in Environmental Modelling*, 20. 2nd English Edition. Elsevier, 853 pp., Amsterdam.
- LLOYD A. H. 1996. *Patterns and processes of tree line response to late Holocene climate change in the Sierra Nevada, California.* PhD Thesis. Dept. of Ecology and Evolutionary Biology, The University of Arizona, Tucson, Arizona.
- MAGURRAN A. E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición.* Vedralà, 200 pp., Barcelona.
- MALANSON G. P. 1997. «Effects of feedbacks and seed rain on ecotone patterns.» *Landscape Ecology* 12: 27-38.
- MARGALEF R. 1957. «La teoría de la información en ecología.» *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 661, Vol. XXXII (13): 373-449.
- MIEHE G. & MIEHE S. 1994. «Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen.» *Phytocoenologia* 24: 53-110.
- NOBLE I. R. 1980. «Interactions between tussock grass (*Poa* spp.) and *Eucalyptus pauciflora* seedlings near treeline in South-Eastern Australia.» *Oecologia* 45: 350-353.
- NOBLE I. R. 1993. «A model of the responses of ecotones to climate change.» *Ecological Applications* 3: 396-403.
- PAYETTE S. & LAVOIE C. 1994. «The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes.» *Environmental Review* 2: 78-90.
- PORNON A. & DOCHE B. 1995. «Age structure and dynamics of *Rhododendron ferrugineum* L. populations in the northwestern French Alps.» *Journal of Vegetation Science* 6: 265-272.
- PUIG J. N. 1982. *Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne: contribution à l'étude de la régénération en forêt d'Osséja.* Thèse, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, France.
- RIPLEY B. D. 1977. «Modelling spatial patterns.» *Journal of the Royal Statistical Society B39*: 172-212.
- RIPLEY B. D. 1981. *Spatial statistics.* J. Wiley & Sons, 252 pp., New York.
- ROCHFORD 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., BENTLEY C. V., FAYLE D. C. F. & HANSELL R. I. C. 1987. «Crown forms and shoot elongation of white spruce at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada.» *Arctic and Alpine Research* 19: 175-186.

- SHANNON C. E. & WEAVER W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. The University of Illinois Press, 125 pp., Urbana.
- SLATYER R. O. & NOBLE I. R. 1992. «Dynamics of montane treelines.» In: HANSEN, A. J. & DI CASTRI, F. (Eds.) *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Springer-Verlag, pp. 346-359., New York.
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman & Co., 887 pp., New York.
- SOUTADÉ G., BAUDIÈRE A. & BÉCAT J. (Eds.) 1982. *La limite supérieure de la forêt et sa valeur de seuil*. Ed. Terra Nostra, 174 pp., Perpignan-Pradas.
- STEVENS G. D. & FOX J. F. 1991. «The causes of tree line.» *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 177-191.
- TRANQUILLINI W. 1979. *Physiological ecology of the alpine timberline*. Springer-Verlag, 137 pp., Berlin.
- UPTON G. & FINGLETON B. 1985. *Spatial data analysis by example, Vol. 1. Point pattern and quantitative data*. Wiley, 410 pp., Chichester-London.
- WARDLE P. 1971. «An explanation for alpine timberline.» *New Zealand Journal of Botany* 9: 371-402.
- WARDLE P. 1974. «Alpine timberlines.» In: IVES J. D. & BARRY R. G. (Eds.) *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, pp. 370-402., London.
- WILSON J. B. & AGNEW A. D. Q. 1992. «Positive-feedback switches in plant communities.» *Advances in Ecological Research* 23: 263-336.
- WILSON W. G. & NISBET R. M. 1997. «Cooperation and competition along smooth environmental gradients.» *Ecology* 78: 2004-2017.
- WOODWARD A., SILSBEE D. G., SCHREINER E. G. & MEANS J. E. 1994. «Influence of climate on radial growth and cone production in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) and mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*).» *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1133-1143.
- XERCAVINS A. 1981. *Los climas de montaña media y alta en el Pirineo oriental. Análisis de las precipitaciones*. Tesis Doctoral, Depro. de Geografía, Universidad de Barcelona.