

Aportación al conocimiento de la estructura funcional de los pastos alpinos de los Pirineos catalanes

por E. Illa & J.-M. Ninot

*Grup de Geobotànica i Cartografia de la Vegetació, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 645, E-28028 Barcelona.
e-mail : estellailla@ub.edu*

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es el análisis comparativo de la estructura funcional de las comunidades dominantes en el piso alpino, los pastos. De las 10 asociaciones más frecuentes y extensas, obtuvimos datos estructurales de los inventarios bibliográficos, y recolectamos 38 muestras para estimar sus patrones de fitomasa aérea (subdividida en compartimientos funcionales), de estructura foliar y de potencialidad productiva (LAI). Los resultados nos muestran unas tendencias que permiten distinguir tres grandes grupos de comunidades. Los pastos densos (3 asociaciones) son muy uniformes en su estructura y presentan los valores más elevados de biomasa y de necromasa y mantillo. Los pastos en gradía (3 asociaciones) muestran biomasa moderada e incluyen algunos caméfitos, lo que indica ciertas condiciones de estrés. Finalmente, los pastos malos culminantes (4 asociaciones) dan valores de biomasa entre moderados y bajos, y contienen líquenes terrícolas y caméfitos reptantes y pulviniformes, en relación con las duras condiciones a que se hallan sometidos. El peso específico foliar de 32 especies analizadas dio valores relativamente altos (5-13,5 mg/cm²), y permitió evaluar índices de LAI bastante heterogéneos (0,6-4,7) para las distintas asociaciones.

Palabras clave : Pastos, vegetación alpina, Pirineos, fitomasa, LMA, LAI.

ABSTRACT

A contribution to the structure and functioning knowledge of Alpine pastures of the Catalan Pyrenees

This paper is aimed to the comparative analysis of the functional structure in the dominant communities of the Alpine belt. With respect to the 10 commonest associations, we obtained structure data of all the published relevés and yielded 38 representative field samples. From these samples, we have evaluated above-ground phytomass patterns and partitioning, leaf structure, and community LAIs. On the basis of the results, the Alpine communities analysed may be ordered into three main groups. Dense pastures (3 associations) are strongly dominated by hemicryptophytes and show the highest values of biomass, necromass and litter. Sloping pastures (3 associations) are more irregular, show moderate biomass values and include some chamaephytes, related to more stressing conditions. The last group, short pastures of summits and high slopes (4 associations), yielded moderate to low biomass amounts and noticeable percentages of lichens and low chamaephytes, which would indicate the strong constraints typical of their habitats. The leaf mass per area indexes measured in 32 species gave moderate to quite high values (5-13.5 mg/cm²), and LAIs of the associations drew a rather broad range (0.6-4.7).

Key words : Pastures, Alpine vegetation, Pyrenees, phytomass, LMA, LAI.

INTRODUCCIÓN

En el paisaje de las altas montañas, el piso alpino destaca por su potencialidad pratense, condicionada por diversas constricciones ambientales genéricas : brevedad de periodo vegetativo, suelos de escaso desarrollo y con bajas dosis de fertilidad, cubierta nívosa y bajas temperaturas en invierno, dinámica de vertiente, etc. Por otro lado, la topografía diversa, a menudo abrupta, produce una gran variedad de situaciones a pequeña escala, que se expresan en forma de interesantes e intrincados mosaicos de comunidades vegetales.

Entre todas ellas, destacan especialmente los pastos, por ser el tipo de vegetación más genuinamente alpino, y también por la notable diversidad específica y funcional que muestran, tras su aparente homogeneidad. Al lado de comunidades relativamente maduras (algunas asumidas como potenciales) que ocupan suelos estables, se extienden pastos discontinuos que dependen de soliflucción activa en amplias vertientes, o densos tapices meso-higrófilos en hondonadas con suelo lixiviado, incluso con hidromorfia. Un buen número de estudios han abordado la descripción de los aspectos

tos anteriores en los Pirineos (Braun-Blanquet 1948, Nègre 1969, Rivas-Martínez 1974, Carrillo & Ninot 1992, etc.). En cambio, poco se sabe de los aspectos funcionales de las plantas y de las comunidades del piso alpino pirenaico, en comparación con comunidades alpinas de otros macizos (Cernusca 1989, Körner 1999, Onipchenko & Blinnikov 1994). No disponemos ni siquiera de aproximaciones a cuestiones funcionales de gran trascendencia, por ejemplo relativas a dinámica de la fitomasa, o del carbono y de nutrientes, a la potencialidad de producción primaria, o al uso del agua edáfica. Un análisis de la estructura funcional de los pastos alpinos permitiría una primera aproximación a dichas cuestiones, y también extrapolaciones a escala de paisaje, mediante el tratamiento de la cartografía de la vegetación de que ya se dispone (Carreras et al. 2004), o planificar estudios experimentales más específicos en el campo de la ecofisiología vegetal.

En este contexto, nuestro primer objetivo es obtener información de base sobre aspectos estructurales de las formaciones más típicamente alpinas, los pastos. A partir de su análisis comparativo, discutiremos los rasgos funcionales que derivan de ellos y la diversificación ecológica observada en las comunidades pratenses y en sus especies protagonistas.

EL ÁREA DE ESTUDIO

Nos centramos en el piso alpino de los Pirineos de Cataluña y Andorra, que se desarrolla por encima de los 2.400 m s.n.m. en las solanas y de los 2.200 m en umbrías, rellanos y concavidades. Dichos límites descienden unos 100 m en el extremo oriental de la cordillera y en el valle de Arán, debido a sus bioclimas más marítimos (Carreras et al. 1996). Como situación media, puede asumirse que el periodo vegetativo, que decrece al aumentar la altitud, dura unos 88 días a 2.300 m s.n.m. y tan sólo 42 días a 2.700 m (Gómez et al. 1997). En la práctica, a partir de los 2.600-2.700 m los pastos bien desarrollados resultan ya sumamente raros y exigüos, debido no ya a aspectos climáticos, sino principalmente a la escasez de situaciones topográficas y edáficas adecuadas (Vigo & Ninot 1987).

Así definido, el piso alpino muestra una superficie proyectada de 735 km², de contorno muy irregular e incluyendo algunas pequeñas áreas prepirenaicas aisladas. En su mayor parte está formado por rocas ácidas (esquistos y granitos) que dan relieves bastante abruptos, principalmente en la parte central de la cordillera axial, donde diversos picos sobrepasan los 3.000 m de altitud. Las áreas rocosas (gleras, morenas, cantiles, etc.) representan alrededor del 30% del total, siendo especialmente extensas hacia la parte alta del piso. En el resto dominan ampliamente las comunidades pratenses, de las cuales las acidófilas representan el 59% y las calcícolas el 7% (Bolòs et al. 2004 y datos propios). En estos pastos se han sustentado desde tiempos remotos importantes poblaciones de herbívoros domésticos, que fueron desplazando la fauna silvestre original. Aunque en las últimas décadas el uso pastoral ha disminuido fuertemente, podemos

suponer que su influencia sigue pesando de forma diferencial, principalmente en los pastos de más calidad del piso alpino inferior.

MATERIAL Y MÉTODOS

Tomamos las asociaciones más características y extendidas, dejando de lado las de distribución local y las que cubren superficies muy pequeñas. Como primera aproximación, calculamos sus espectros de formas vitales de Raunkiaer, subdivididas en los tipos morfológicos propuestos por Körner (1999), a base de promediar los valores de todos los inventarios disponibles en el banco de datos BDBC (Font 2004).

Para cada asociación realizamos entre 2 y 6 muestreos de fitomasa, según fueran de distribución parcial o más general. Procuramos que las muestras correspondieran a pares procedentes de las partes alta y baja del piso alpino (o de posición topográfica superior e inferior de vertiente) y, en las asociaciones más extendidas, las distribuimos a lo largo de la cordillera. Elegimos ejemplos representativos de cada asociación, de acuerdo con los datos bibliográficos, y aparentemente poco o nada pastados. Dichos muestreos se realizaron con la vegetación bien desarrollada, entre mediados de julio y principios de septiembre. La mayoría tuvieron lugar en 2003, y menos en 2004; unos pocos muestreos se repitieron ambos años en la misma parcela, con el fin de evaluar la variabilidad interanual.

En cada localidad muestreada levantamos un inventario fitocenológico. Luego cortamos la fitomasa aérea a ras de suelo, en 5 pequeñas superficies cuadradas, ordenadas linealmente y separadas una de otra por la distancia del lado de los cuadrados. En las comunidades con notable irregularidad (pastos en gradería) o formadas por plantas robustas usamos un cuadrado de 50 x 50 cm, mientras que en pastos de menor talla o más regulares el cuadrado fue de 25 x 25 cm. También recogimos en los mismos cuadrados la materia orgánica caída poco fragmentada (subhorizontes orgánicos L y F, en adelante mantillo), y medimos el grosor del resto del horizonte orgánico (subhorizonte H). Todas las muestras se dejaron secar lo más pronto posible, y luego se dividieron en las siguientes 6 submuestras, o compartimientos funcionales:

- a) tallos leñosos
- b) bases más voluminosas de plantas herbáceas
- c) hojas (y otras estructuras fotosintéticas)
- d) estructuras reproductoras (flores, frutos) más conspicuas
- e) plantas en pulvínulo denso
- f) líquenes y musgos

Secamos las muestras a 50°C hasta peso constante y las pesamos con precisión de 0,001 mg. En algunas submuestras representativas de hojas, separamos las totalmente verdes de las senescentes y amarillentas, para extrapolar luego su proporción. Igualmente, en algunos pulvínulos evaluamos el

porcentaje en peso que representaban las hojas verdes. A partir de los datos obtenidos de las distintas submuestras y réplicas, calculamos las medias de cada compartimiento funcional para cada muestreo, y luego para cada asociación.

Fijamos como objetivo obtener el peso específico foliar (LMA, *leaf mass per area*) de las plantas dominantes o co-dominantes, como mínimo de las que presentaban valores de 2 (recubrimiento del 10-25%) o superiores en algún muestreo. Recolectamos de cada una de ellas un mínimo de 20 hojas, a poder ser de 2 o más parcelas (de hasta 6, para las especies más generales o emblemáticas), y las prensamos cuidadosamente. En el caso de graminoides de hoja estrecha, multiplicamos la longitud total de hojas de cada muestra por la anchura media foliar, medida en corte al microscopio con ocular micrométrico. Con las dicotiledóneas, y también con algunas especies de *Carex* de hoja ancha, usamos el programa de tratamiento de imágenes "Image", que permite el cálculo directo de superficies. Una vez establecida la superficie foliar de cada muestra de hojas, las secamos a 50°C, y las pesamos inmediatamente (precisión : 0,0001 mg).

Posteriormente calculamos el índice foliar (LAI, *leaf area*

in dex) de cada comunidad, a partir de los valores de biomasa de hojas de cada muestra y de los valores de LMA de sus especies dominantes, combinados en función del recubrimiento de dichas especies.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Fisonomía funcional

Hemos tratado 10 asociaciones, caracterizándolas a través 289 inventarios bibliográficos. Teniendo en cuenta sus aspectos fisonómicos (recubrimiento, espectros de formas vitales) y sinecológicos, pueden distribuirse en tres grupos : pastos densos, que tapizan relieves suaves, con suelo estable y relativamente húmedo, principalmente en la parte inferior del piso alpino (3 asociaciones) ; pastos irregulares, que cubren extensas vertientes en forma de gradería, sometidos a solifluxión (3 asocs.) ; y pastos de vertientes altas y de áreas culminantes, de aspecto más o menos ralo, en suelos estables pero bajo condiciones más duras (4 asocs.). La tabla 1 indica esta agrupación, y sintetiza los aspectos más básicos de su ecología y distribución.

	Si	Ca	Ds	Gr	RI	Ai	As	Pc	Po	Rec
<i>Alchemillo-Nardetum strictae</i> Gruber 1975	+		+			+		+	+	98
<i>Selino-Festucetum eskiae</i> Nègre 1968	+		+			+	+	+		89
<i>Festucetum eskiae</i> Br.-Bl. 1948	+			+		+	+	+	+	68
<i>Carici-Festucetum eskiae</i> Rivas-Mart. 1974	+			+		+	+	+		79
<i>Hieracio-Festucetum supinae</i> Br.-Bl. 1948	+				+	+	+	+	+	82
<i>Leontodo-Caricetum curvulae</i> Br.-Bl. 1948 (incl. <i>Gentiano-Caricetum</i> et <i>Oreochloo-Caricetum</i>)	+				+	+	+	+	(+)	88
<i>Festuco-Trifolietum thalii</i> Br.-Bl. 1948		+	+			+		+	+	100
<i>Festucetum scopariae</i> Br.-Bl. 1948		+		+		+	+	+	+	61
<i>Elyno-Oxytropidetum hallerii</i> Br.-Bl. 1948		+			+	+	+	+	+	82
<i>Arenario-Festucetum yvesii</i> Baudière et Serve 1975	+	+			+		+	(+)	+	35

Tabla 1. Principales características de las asociaciones tratadas : carácter silicícola (Si) o calcícola (Ca) ; aspecto uniformemente denso (Ds), en gradería (Gr) o ralo (RI) ; distribución alpina inferior (Ai), alpina superior (As), pirenaica central (Pc) o pirenaica oriental (Po) ; y recubrimiento global medio (Rec).

Los espectros de formas vitales (fig. 1) muestran que en todos los casos el protagonismo corresponde a hemicriptófitos graminoides, en general centrados en una especie en cada caso, unas pocas en total. Los hemicriptófitos no graminoides muestran coberturas relativas algo menores en los pastos densos, y bastante más bajas en el resto, a pesar de presentar mayor diversidad. Los caméfitos juegan un papel ínfimo en los pastos densos, aumentan sensiblemente en los pastos en gradería y consiguen valores notables en los pastos ralos. En estos últimos también destacan las criptógamas terrícolas, que se benefician de la menor dominancia de las graminoides. Criptógamas y caméfitos pulviniformes responden a la vez a condiciones de estrés y de cierta estabilidad ; difícilmente pueden establecerse en los pastos densos, a causa de la activa competencia ejercida por los hemi-

criptófitos, ni en los pastos en gradería, ya que su crecimiento más bien escaso no es compatible con los movimientos de solifluxión.

4.2. Biomasa aérea

Obtuvimos en el campo 38 muestras de pastos, de las cuales 5 fueron repeticiones en dos años sucesivos (tabla 2; nomenclatura según Bolòs et al. 1993). La mayor parte dieron valores de biomasa aérea relativamente bajos, que oscilan entre 160 y 314 g/m² (tabla 3, fig. 2) ; quedan dentro de este intervalo la mayoría de pastos ralos y los pastos en gradería. En todos los casos sobresale ampliamente el compartimiento de hojas, al que sigue a gran distancia el de estructuras basales.

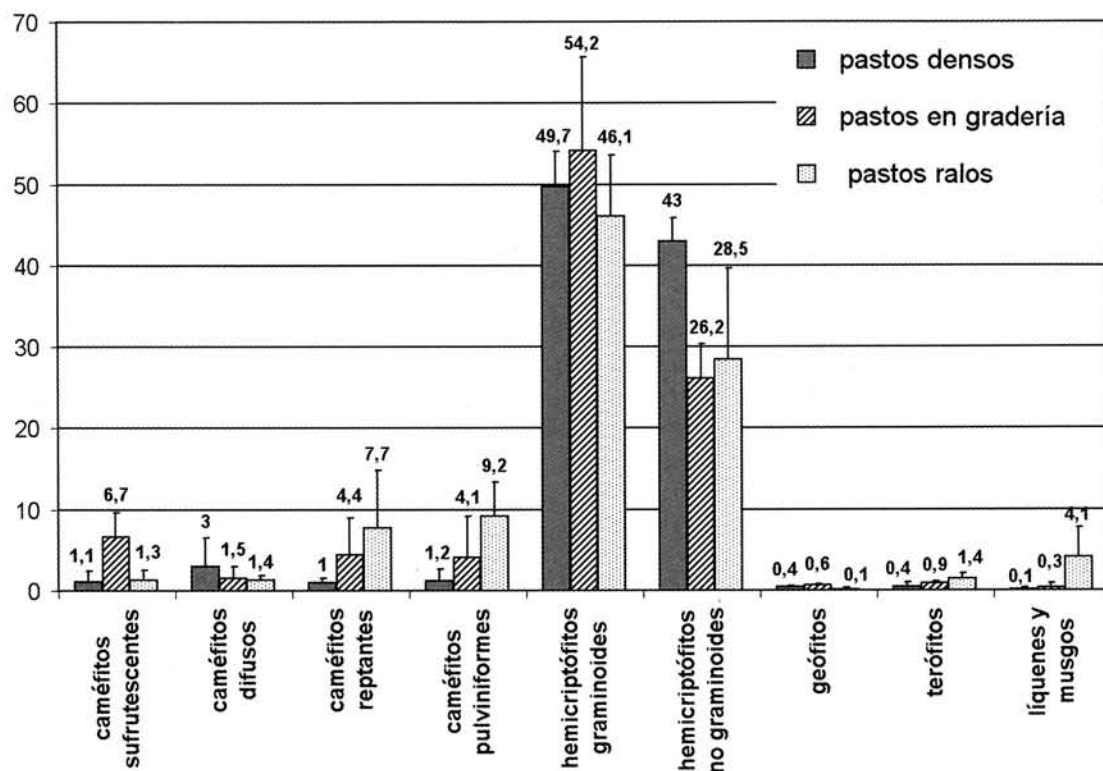


Figura 1. Espectros de formas vitales de los tres grupos de pastos tratados, expresados como promedios de las asociaciones incluídas en cada uno (ver tabla 1).

El grupo de los pastos densos presenta lógicamente los valores más altos, si bien muestra una gran heterogeneidad. En comparación con el *Alchemillo-Nardetum*, que corresponde a la media del grupo, el *Selino-Festucetum eskiae* sobresale notablemente por su elevada biomasa (645 g/m^2), debida a la mayor densidad y robustez de las hojas de la especie dominante, *Festuca eskia*, frente a las de *Nardus stricta*. En cambio, el *Festuco-Trifolietum thalii* dio valores mucho más bajos (203 g/m^2), quizá en parte a causa de pastoreo, pero más bien por la menor talla de las plantas dominantes. Esto puede interpretarse como expresión de que en suelos eutróficos las especies no acumulan tanta biomasa en forma de bases robustas o de hojas recias, como ocurre en los pastos oligotróficos anteriores.

Los tres tipos de pasto en gradería presentan valores totales moderados ($247\text{-}314 \text{ g/m}^2$), ya que en ellos se compensan los recubrimientos de la vegetación relativamente bajos con la robustez de las gramíneas dominantes (*Festuca eskia*, *Festuca gautieri*). Destacan los elevados porcentajes de partes basales, lo que muestra la estrategia de dichas gramíneas, consistente en formar fuertes macollas entretejidas para persistir frente a la soliflucción. Esta tendencia es menor en el *Carici-Festucetum eskiae*, probablemente por la menor dinámica de vertiente que se da en los sustratos graníticos que ocupa.

Los pastos culminantes dieron pesos relativamente bajos ($115\text{-}310 \text{ g/m}^2$), algo menores que los de comunidades vica-

riantes de los Alpes (*Caricetum firmae*, *Caricetum curvulae*, *Elynetum* : $160\text{-}400 \text{ g/m}^2$), según datos recogidos por Galland (1982). En nuestro caso destacan el *Hieracio-Festucetum supinae*, dada la relativa robustez de la gramínea dominante, y el *Arenario-Festucetum*, a causa de su bajísimo recubrimiento, no compensado por la notable presencia de estructuras perennes (bases, pulvínulos). Un aspecto diferencial de los pastos malos es que incluyen una cierta biomasa de líquenes. Como indican Onipchenko (1994) y Grabherr (in Onipchenko & Blinnikov 1994), las plantas pratenses responden a la dureza de las condiciones en zonas culminantes con una mayor extensión del aparato radical que de las estructuras aéreas, lo cual se traduce en pequeños claros entre las macollas, que son ocupados por líquenes y musgos terrícolas.

4.3. Necromasa y horizonte orgánico

La necromasa y los subhorizontes L y F (mantillo) siguen un patrón similar al de las hojas (fig. 2). Los pastos malos muestran una tendencia a acumular proporcionalmente más mantillo, lo que indicaría una mineralización de la materia orgánica más deficiente. El porcentaje es aun mayor en el *Selino-Festucetum*, en este caso quizá en relación con la mayor consistencia de las hojas de *Festuca eskia*.

En cuanto a la materia orgánica más finamente particulada (subhorizonte H), a pesar de haberse evaluado someramente, destaca como más abundante en los pastos densos (grosos de 2-3 cm). En los pastos en gradería, la fuerte irregularidad

Asociaciones silicícolas:	Alch.- Nrd.	Selino- Festucetum	Festucetum esklae	Car.- Fest.	Hieracio- Festucetum sup.	Leontd.- Caricet.
<i>Campanula scheuchzeri</i> s.l.		2	2	2		
<i>Carex curvula curvula</i>						3 3 3
<i>Carex ericetorum</i>					2	
<i>Carex sempervirens pseudotr.</i>				3 2		
<i>Festuca airoides</i>					5 4 4 3 4	
<i>Festuca eskia</i>		5 5 5 5	3 3 4 3	4 4		
<i>Festuca gr. rubra</i>					3	
<i>Gentiana alpina</i>					3	2 2
<i>Hieracium lactucella</i>			2 2		2	
<i>Juncus trifidus</i>					3	
<i>Leontodon pyrenaicus</i>						2
<i>Nardus stricta</i>	5 5	2 2				2
<i>Pulsatilla vernalis</i>						2
<i>Salix herbacea</i>						2
<i>Thymus nervosus</i>			2		2 2	
<i>Trifolium alpinum</i>	2 2	3		3		3 3
<i>Vaccinium uliginosum</i>					2 3	2
<i>Veronica fruticosam</i> s.l.			2			

Asociaciones calcícolas:	Festuco- Trifolietum	Festucetum scopariae	Elyno-Oxytropidetum	Arenario- Festucetum
<i>Arenaria grandiflora</i>				2
<i>Campanula scheuchzeri</i>		2		
<i>Dryas octopetala</i>			2	3
<i>Festuca gautieri</i>		3 3 3 3		
<i>Festuca yvesii</i>		3 3		3 2
<i>Festuca nigrescens</i>	3 3			
<i>Helictotrichon sedenense</i>		2 2	2 2	
<i>Kobresia myosuroides</i>			4 4 4 3	
<i>Thymus nervosus</i>		2	2	
<i>Trifolium thalii</i>	4 5			
<i>Vaccinium uliginosum</i>				2
<i>Vitaliana primuliflora</i>			2	

Tabla 2. Principales especies de las muestras de pastos, evaluadas según los índices fitocenológicos de dominancia. Las asociaciones se exponen en el mismo orden que en la tabla 1.

	A-N	S-F	F-T	Fe	C-F	Fs	H-F	L-C	E-O	A-F
Bases	27,4	119,7	32,3	45,9	14,5	54,0	50,4	16,8	16,2	15,2
Tallos leñosos	0,0	0,0	2,4	4,9	8,9	6,5	5,6	16,9	18,3	1,4
Hojas verdes	399,4	524,7	148,1	207,2	223,0	230,3	218,4	118,2	162,7	48,1
Pulvinulos (global)	0,0	0,0	0,1	1,2	0,0	19,4	11,7	4,0	6,8	40,8
Pulvn. (hojas/tallos)			0/0,1	0,2/1		2,7/16,7	1,6/10	0,6/3,5	0,9/5,8	5,7/35,1
Flores y frutos	1,7	0,3	8,0	1,5	0,9	4,0	2,4	1,4	3,4	0,9
Liquenes y musgos	0,0	0,4	11,9	0,0	0,0	0,0	21,7	1,8	10,8	8,8
Necromasa	266,2	349,8	98,8	138,1	148,7	153,6	145,6	78,8	108,4	32,1
Mantillo	42,6	298,8	16,6	47,5	51,2	39,3	91,6	67,5	77,6	12,6

Tabla 3. Peso seco (g/m²) de los compartimientos considerados en cada una de las 10 asociaciones en estudio: *Alchemillo-Nardetum*, *Selino-Festucetum*, *Festuco-Trifolietum*, *Festucetum eskiae*, *Carici-Festucetum*, *Festucetum scopariae*, *Hieracio-Festucetum*, *Leontodo-Caricetum*, *Elyno-Oxytropidetum* y *Arenario-Festucetum*.

edáfica condiciona que se alcancen grosores notables (1,7-2,8 cm) debajo y alrededor de las macollas, contrastando con su ausencia en los claros. Teniendo en cuenta el recubrimiento de las macollas, esta distribución heterogénea corresponde a unos grosores medios de 1-2 cm en los pastos en gradería, que es el mismo intervalo que se midió en los pastos ralos, en forma de subhorizonte más uniforme.

4.4. Estructura foliar

El colectivo de especies analizadas en este aspecto (32) es bastante representativo de la flora de los pastos alpinos, además de incluir las especies más dominantes en general (tabla 4). Las dimensiones foliares son en la mayoría de los casos muy pequeñas, dando superficies de entre 10 y

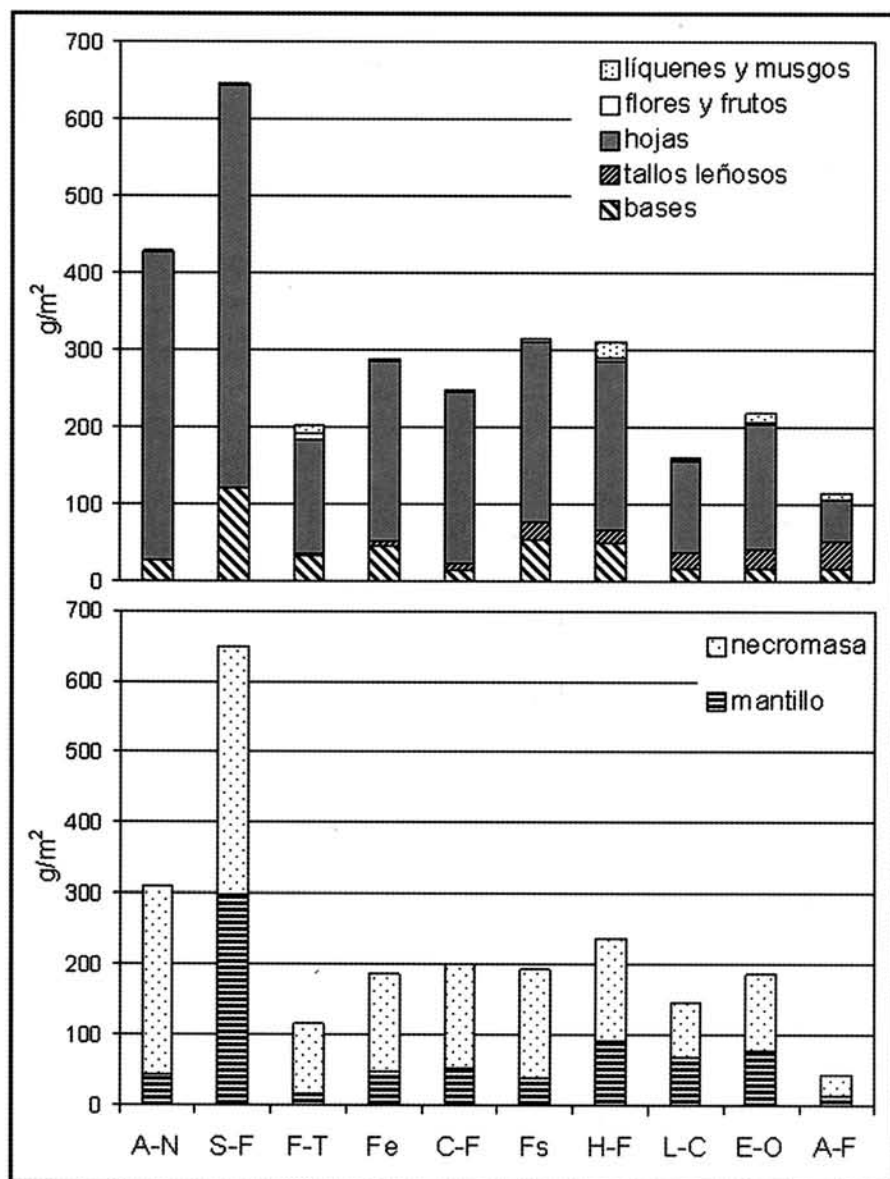


Figura 2. Promedios de biomasa (arriba) y necromasa y mantillo (abajo) de las asociaciones estudiadas (abreviaturas y ordenación como en la tabla 3).

100 mm² por hoja, con cierta independencia de la morfología foliar y del tipo biológico. Sobrepasan dicho intervalo varias gramíneas; las más robustas (*Festuca eskia*, *F. yvesii*, *Carex sempervirens* ssp. *pseudotristis*, *Helictotrichon sedenense*), de hoja larga y relativamente ancha (2-3 mm), alcanzan valores de 200-450 mm². En cambio, destacan por debajo de los 10 mm² varios caméfitos reptantes y pulviniformes, con diminutas hojas lineares u oblongas, en algún caso de apenas 1 mm² (*Minuartia recurva*). Por todo ello, gramíneas y caméfitos muestran una fuerte diversidad interna en dicho aspecto, mientras que los hemicriptófitos no gramíneos son algo más uniformes. De todas formas, hay que tener en cuenta que las superficies dadas tienen un valor tan sólo indicativo, dada la variabilidad de tamaño foliar que

presentan muchas especies, tanto dentro de poblaciones como entre ellas.

En cuanto al peso específico foliar, los tres grupos considerados dan promedios muy similares e intervalos de valores igualmente equivalentes, siendo algo menor el de los caméfitos. En general, los valores van desde 5-6 mg/cm² en especies de hoja tenue (*Festuca nigrescens*, *F. gautieri*, *Campanula scheuchzeri*) hasta 12-14 para las de hoja más tenaz (*Festuca eskia*, *Pulsatilla vernalis*, *Gentiana alpina*). En conjunto, se trata de pesos bastante más altos que los dados por Körner et al. (1989) para un grupo de forbias del piso subnival de los Alpes, que se mueven entre 2,5 y 10 mg/cm². Pero hay que tener en cuenta que éstas se encuentran en ambientes muy innivados, en los que el periodo ve-

getativo es sumamente breve y sin restricciones hídricas, mientras que las plantas pratenses de nuestro estudio suelen soportar, a lo largo del verano, al menos algunos episodios de sequía. Bastantes de ellas presentan hojas algo gruesas y con abundante esclerénquima, lo que puede interpretarse como adaptación a hábitats con limitación hídrica (*Festuca eskia*, *F. yvesii*, *Pulsatilla vernalis*, *Vitaliana primuliflora*) o de nutrientes (*Nardus stricta*, *Carex ericetorum*).

En cuanto al LAI de las distintas asociaciones (tabla 5), a pesar de la importante variabilidad entre ellas, e incluso entre los tres grupos fisonómicos, podemos subrayar que mayoritariamente (6 asociaciones) se dan índices de entre 1,5 y 2,9, intervalo bastante coincidente con el recogido por Körner (1999) de algunos pastos alpinos de los Alpes. Superan estos valores dos de los pastos densos, hecho explicable por hallarse en ambientes relativamente favorables del piso alpino inferior; y se halla muy por debajo el *Arenario-Festucetum*.

5. SÍNTESIS Y CONCLUSIONES

En los pastos alpinos son generales los tamaños de hoja pequeños (mayoritariamente, entre 10 y 100 mm²); los pesos específicos foliares relativamente altos (5-14 mg/cm²) siendo plantas herbáceas de hoja no perenne; las cantidades de biomasa moderadas y las de necromasa y mantillo elevadas, lo que indica mineralización lenta; y los índices foliares de las comunidades relativamente elevados (1,5-4,7), teniendo en cuenta su escasa estructura vertical. Entre muestras de la misma asociación y entre asociaciones muestran una notable heterogeneidad a diversos niveles. A pesar de ello, los aspectos tratados tienden a diferenciar grupos de comunidades, y son explicables en términos sinecológicos.

Los pastos densos, que ocupan los ambientes más favorables, se distinguen por su elevada densidad, debida casi en exclusiva a hemicriptófitos, y por sus biomasa e índices foliares también elevados. Otros aspectos parecen responder al hábitat más indirectamente, a través de la morfología y funcionalismo de las especies dominantes, como son los elevados valores de necromasa y de mantillo del *Selino-Festucetum*, oligotrófico y dominado por la robusta *Festuca eskia*, al revés de lo que ocurre con el *Festuco-Trifolietum*, de suelos carbonatados y formado por plantas de menor talla y persistencia.

En los pastos en gradería dominan también los hemicriptófitos, sobresaliendo más los graminoides por encima de las forbias, y los subarbustos adquieren cierta importancia. La solifluxión de las vertientes que ocupan limita el papel de dominantes a unas pocas especies de graminoides robustas, capaces de formar fuertes macollas discontinuas, de forma que la biomasa aérea de estos pastos presenta valores intermedios dentro del conjunto. En el *Festucetum scopariae*, calcícola, se consiguen índices foliares bastante más altos que en las dos asociaciones silíceas, dominadas por *Festuca eskia*, a pesar de su recubrimiento global inferior y

de las biomasa de hojas equivalentes. Esta aparente disparidad debe relacionarse en parte con la estructura foliar más tenue de las plantas dominantes en el *Festucetum scopariae*, y en parte con su mayor densidad de especies y de tipos biológicos.

Los pastos ralos de áreas culminantes ocupan ambientes relativamente estables pero a la vez más limitantes. Ello se

	Superficie (mm ²)	Peso específico (mg/cm ²)
Hemicriptófitos graminoides		
<i>Carex curvula</i> (3)	97	7,9 (3,2)
<i>Carex ericetorum</i> (2)	91	11,6 (3,6)
<i>Carex sempervirens</i> (2)	447	10,3 (0,8)
<i>Festuca airoides</i> (3)	51	7,2 (1,4)
<i>Festuca eskia</i> (6)	294	13,5 (2,9)
<i>Festuca gautieri</i> (2)	79	5,7 (2,0)
<i>Festuca nigrescens</i> (2)	57	5,8 (1,8)
<i>Festuca yvesii</i> (4)	184	9,5 (1,2)
<i>Helictotrichon sedenense</i> (3)	212	7,3 (0,6)
<i>Juncus trifidus</i> : global (2)	-	4,9 (0,1)
<i>Juncus trifidus</i> : hojas	51	-
<i>Juncus trifidus</i> : tallos	184	-
<i>Kobresia myosuroides</i> (2)	129	5,6 (0,6)
<i>Nardus stricta</i> (3)	101	9,4 (1,1)
	149 (119)	8,6 (3,3)
Hemicriptófitos no graminoides		
<i>Campanula scheuchzeri</i> (2)	80	5,1 (1,3)
<i>Gentiana alpina</i> (2)	51	14,2 (0,1)
<i>Gentiana verna</i> (2)	80	12,0 (2,1)
<i>Hieracium lactucella</i> (2)	48	10,4 (0,8)
<i>Leontodon pyrenaicus</i> (1)	82	7,3 (—)
<i>Primula integrifolia</i> (2)	91	9,3 (3,6)
<i>Pulsatilla vernalis</i> (2)	46	12,1 (0,6)
<i>Trifolium alpinum</i> (4)	84	6,9 (0,9)
<i>Trifolium thalii</i> (2)	18	8,9 (0,4)
	64 (25)	9,6 (2,9)
Caméfitos		
<i>Dryas octopetala</i> (2)	75	10,4 (2,1)
<i>Helianthemum nummularium</i> (2)	53	10,6 (3,0)
<i>Jasione laevis</i> (2)	24	9,3 (2,8)
<i>Minuartia recurva</i> (1)	1	9,2 (—)
<i>Salix herbacea</i> (2)	120	7,2 (1,0)
<i>Silene acaulis</i> (1)	2	5,8 (—)
<i>Thymus nervosus</i> (2)	4	8,8 (1,8)
<i>Thymus pulegioides</i> (1)	9	6,3 (—)
<i>Vaccinium uliginosum</i> (2)	43	7,1 (0,6)
<i>Veronica fruticulosa</i> (2)	15	10,6 (2,6)
<i>Vitaliana primuliflora</i> (1)	4	11,5 (—)
	32 (38)	8,8 (1,9)

Tabla 4. Superficie foliar y peso específico foliar (y desviación estándar) de las especies estudiadas (entre paréntesis, número de poblaciones) agrupadas por formas vitales, para las cuales se da el promedio (y desviación estándar). La superficie se refiere en graminoides al limbo foliar, y en *Pulsatilla* y *Trifolium* a un foliolo.

	LAI	
<i>Alchemillo-Nardetum</i> (2)	4,5	(0,09)
<i>Selino-Festucetum eskiae</i> (4)	4,7	(2,11)
<i>Festuco-Trifolietum thalii</i> (2)	2,1	(0,02)
<i>Festucetum eskiae</i> (4)	2,0	(0,77)
<i>Carici-Festucetum eskiae</i> (2)	2,0	(0,86)
<i>Festucetum scopariae</i> (4)	3,3	(1,02)
<i>Hieracio-Festucetum supinae</i> (6)	2,9	(1,20)
<i>Leontodo-Caricetum curvulae</i> (3)	1,5	(0,29)
<i>Elyno-Oxytropidetum halleri</i> (4)	2,5	(0,38)
<i>Arenario-Festucetum yvesii</i> (2)	0,6	(0,26)

Tabla 5. Índice foliar (LAI, m²/m²) de las asociaciones estudiadas. Para cada una, se indican entre paréntesis el número de muestras y la desviación estándar.

expresa en la notable presencia de líquenes terrícolas, que ocupan los pequeños claros dejados por las graminoides dominantes, y de caméfitos pulviniformes y reptantes, que aseguran su persistencia a costa de crecer muy lentamente. Dejando de lado el *Arenario-Festucetum*, los valores de biomasa aérea y los índices foliares no difieren notablemente de los del grupo anterior, y son algo inferiores a los de los pastos densos. Aquella asociación, en cambio, destaca por su escasa biomasa y por sus bajísimos recubrimiento e índice foliar, lo que se corresponde con los ambientes que ocupa, a la vez limitantes y sujetos a erosión.

De todo ello, puede concluirse que los aspectos estructurales y funcionales sobresalientes de las comunidades se relacionan directamente con aspectos ecológicos generales, por encima de su composición florística. Pero a más detalle, aparentes irregularidades en aquellas correlaciones se deben al protagonismo de unas u otras especies, que modulan la respuesta a las condiciones del medio, a través de su capacidad de competencia.

En el aspecto metodológico, dentro de cada parcela se dio una notable heterogeneidad en los diversos aspectos tratados, manifestada como variabilidad entre réplicas, principalmente en los pastos en gradería. También se evidenció bastante diversidad dentro de cada asociación y de cada grupo, así como en la estructura foliar de cada especie, a través de las desviaciones estándar de las correspondientes variables. En otro sentido, la repetición de unos pocos muestreos en 2 años sucesivos reflejó en general cambios pequeños, pero en algún caso se dieron variaciones más notables y en sentidos dispares, de interpretación poco evidente. Por esto, los datos obtenidos deben ser tomados como una primera aproximación al conocimiento funcional de los pastos alpinos pirenaicos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se enmarca en el proyecto REN2002-04268-C02-01 del Ministerio de Ciencia y Tecnología titulado 'Vulnerabilidad del paisaje supraforestal pirenaico frente al ascenso del límite superior del bosque'. Agradecemos la participación de quienes colaboraron en los muestreos de campo (Efrém Batriu, Raul Cutando, Eduard Ninot y Albert Petit) y en las tareas de laboratorio (Virginia Melendres), así como la revisión del trabajo de Empar Carrillo.

BIBLIOGRAFÍA

- Bolòs (O. de), Vigo (J.), Masalles (R.M.), Ninot (J.M.), 1990. — Flora Manual dels Països Catalans. Ed. Pòrtic, Barcelona, 1247 p.
- Bolòs (O. de), Vigo (J.), Carreras (J.), 2004. — Mapa de la vegetació potencial de Catalunya 1 : 250.000. IEC & Univ. Barcelona.
- Braun-Blanquet (J.), 1948. — La végétation alpine des Pyrénées Orientales. Mon. Est. Pir. e Inst. Esp. Edaf. Ecol. Fisiol. Veg., 9, 1-306, Barcelona.
- Carreras (J.), Carrillo (E.), Masalles (R.M.), Ninot (J.M.), Soriano (I.), Vigo (J.), 1996. — Delimitation of the supra-forest zone in the Catalan Pyrenees. *Bull. Soc. linn. Provence*, 47, 27-36.
- Carreras (J.), Carrillo (E.), Ferré (A.), Ninot (J.M.), Vigo (J.), 2004. — Los hábitats CORINE de los Pirineos catalanes y de Andorra. VII *Colloque international de Botanique Pyrénéo-Cantabrique (Livre des résumés)*, 65. Bagnères-de-Bigorre.
- Carrillo (E.), Ninot (J.M.), 1992. — Flora i vegetació de les valls d'Espot i de Boí. IEC. Arxius Sec. Ciènc., 99/1-2, Barcelona, 474 & 350 p.
- Cernusca (A.), 1989. — Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programmes, 13. Österr. Akad. Wiss. Wien and Wagner, Innsbruck.
- Font (X.), 2004. — Mòdul Flora i Vegetació. Banc de Dades de Biodiversitat de Catalunya. Generalitat de Catalunya & Universitat de Barcelona. <http://biodiver.bio.ub.es/biocat/homepage.html>.
- Galland (P.), 1982. — Étude de la végétation des pelouses alpines au Parc National Suisse. Thèse. (Suppl. Travaux Inst. Bot., 29), Neuchâtel, 177 p.
- Gómez (D.), Sesé (J.A.), Ferrández (J.V.), Aldezabal (A.), 1997. — Altitudinal variation of floristic features and species richness in the Spanish Pyrenees alpine belt. 36th IAVS Symposium, Ser. Informes, 40, Univ. La Laguna, Tenerife.
- Körner (Ch.), 1999. — Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer, Berlin, 338 p.
- Körner (Ch.), Neumayer (M.), Peláez Menéndez-Riedl (S.), Smeets-Scheel (A.), 1989. — Functional morphology of mountain plants. *Flora*, 182, 353-383.
- Nègre (R.), 1969. — La végétation du Bassin de l'One (Pyrénées centrales), deuxième note : les pelouses. *Portug. Acta Biol.*, 10 (1-4), 1-135.
- Onipchenko (V.G.), 1994. — The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. *Oecologia Montana*, 3, 35-45.
- Onipchenko (V.G.), Blinnikov (M.S.), 1994. — Experimental investigation of alpine plant communities in the north-western Caucasus. *Veröff. Geobot. Inst. ETH (Stiftung Rübel, Zürich)*, 115, 3-118.
- Rivas-Martínez (S.), 1974. — Los pastizales del *Festucion supinae* y *Festucion eskiae* (*Juncetum trifidi*) en el Pirineo central. *Collect. Bot.*, 9, 5-23.
- Vigo (J.), Ninot (J.M.), 1987. — Los Pirineos. In La vegetación de España (M. Peinado & S. Rivas Martínez, eds.), 349-384. Col. Aula Abierta, Univ. Alcalá de Henares.