

REFORESTACIÓN NATURAL EN EL DOMINIO DE *PINUS UNGINATA* DEL PARQUE NACIONAL DE AIGÜESTORTES I ESTANY DE SANT MAURICI

JOSEP M. NINOT¹, ENRIC BATLLORI², JORDI CARRERAS¹, EMPAR CARRILLO¹, PERE CASALS³, CARME CASAS⁴, ORIOL GRAU¹, EMILIA GUTIÉRREZ², FRANCESC MONTANÉ³ Y ALEIX PUENTE¹

RESUMEN

Este estudio sobre el proceso de reforestación se centra en seis ámbitos temáticos, que incluyen desde el análisis diacrónico del paisaje hasta el estudio demográfico de *Pinus uncinata* y el de la respuesta de sus plántulas a cambios ambientales simulados.

El paisaje subalpino estudiado traduce una fuerte heterogeneidad ambiental ligada al relieve y al fuerte impacto dejado por la explotación silvo-pastoral tradicional, de forma que la cubierta vegetal ha variado relativamente poco después del abandono progresivo de las prácticas de explotación durante el pasado siglo. Los bosques de nueva formación ocupan superficies pequeñas, correspondientes a antiguas perturbaciones sobre bosque preexistente (tala, incendio) o a invasión de pastos o matorrales. En estos casos, se trata de sistemas forestales inmaduros.

En el límite superior del bosque, o *timberline*, se ha dado un buen establecimiento de individuos juveniles de *Pinus uncinata*, principalmente durante el último medio siglo, pero esta densificación no ha producido ascenso en altitud de este ecotono. Las comunidades subarbustivas que suelen encontrarse en la transición de bosques a pastos constituyen un hábitat diverso, que en algunos casos favorece la instalación de individuos juveniles de *Pinus uncinata*. Por ejemplo, el matorral de *Rhododendron ferrugineum* mejora la respuesta de las plántulas tanto en aspectos biométricos como fisiológicos, y ejerce protección frente a herbivorismo y sequía hibernal. Los cambios ambientales inducidos se han mostrado como reguladores importantes de la dinámica del ecotono bosque-pastos alpinos, ya que las plántulas sometidas a distintas condiciones han dado respuestas contrastadas, incluso tras un corto periodo de seguimiento.

Palabras clave: alta montaña, Pirineos, *timberline*, sucesión forestal, dendroecología, demografía vegetal, reclutamiento, matorrales alpinos, facilitación, SIG, *open top chamber*.

SUMMARY

In this study we examine the process of spontaneous forestation in the subalpine *Pinus uncinata* domain. We focus our study on six linked issues, ranging from the diachronic comparison of the landscape

¹ Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Barcelona. Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona. E-mail: jninot@ub.edu

² Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona. Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona.

³ Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Carretera a Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona (Lleida).

⁴ Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad de Vic. C. de la Laura 13, 08500 Vic (Barcelona).

through aerial imagery, the demography of *Pinus uncinata* populations and the response of *Pinus* seedlings to simulated environmental changes.

The landscape studied reflects strong environment heterogeneity related to the rough relief of the area, and to the former anthropic uses – mainly timber extraction and extensive livestock grazing. Even after half century of steep decline in these traditional activities, the plant cover showed only relatively small changes. The new secondary forests have covered small areas, in some cases in former forested areas affected by disturbance events (clear cutting, wild fires), and in other as encroachment of grasslands or scrubs, which up to date has led to immature forest systems.

Near the timberline the recruitment of young individuals (seedlings, poles) of *Pinus uncinata* has been quite active, mainly during the last half century, but this has not resulted in an altitudinal displacement of this ecotone. The low scrubs occurring in the transition from forest to grasslands offer a heterogeneous habitat, which may include safe sites for the emergence of *Pinus uncinata* seedlings. Particularly, the proximity of *Rhododendron ferrugineum* shrubs enhances the performance of the seedlings, according to the biometric and physiological parameters measured, and results into protection from browsing and from winter drought. The experiences with *Pinus* seedlings gave contrasting responses for the different treatments, and thus evidenced how the environment changes may modulate the dynamics of the forest-grassland ecotone.

Key words: high mountain, Pyrenees, timberline, forest succession, dendroecology, plant demography, recruitment, alpine heaths, facilitation, GIS, open top chamber.

INTRODUCCIÓN

El piso subalpino, un paisaje cambiante

El piso subalpino de las montañas alpinas muestra un paisaje que es fruto, en buena medida, de la acción del hombre. La cubierta forestal pretérita fue cediendo terreno frente a pastos secundarios, que debían satisfacer las necesidades de cabañas ganaderas en aumento. En los Pirineos, el uso tradicional ha mantenido desforestadas las vertientes relativamente suaves y las de orientación solana en general, por ser ámbitos más favorables al pastoreo. También suele estar desforestada la franja superior del piso subalpino (franja alpinizada), donde la recuperación forestal se enfrenta a condiciones más adversas (NINOT *et al.* 2008a). Los bosques restantes se han explotado para producción maderera con mayor o menor intensidad. En la actualidad, el declive de dichas formas de explotación produce cambios apreciables en muchas montañas de tipo alpino (GUISAN *et al.* 1995; GARCÍA-RUIZ *et al.* 1996).

Los paisajes de alta montaña alpina manifiestan respuestas complejas frente al cambio global. De los componentes de dicho cambio, destacan como más condicionantes el de uso del suelo (abandono casi total de la explotación tradicional) y el climático (alargamiento del periodo vegetativo, mayor incidencia de irregularidades climáticas, etc.). En el piso subalpino la respuesta consiste en una tendencia general a la reforestación en áreas antiguamente desforestadas para uso pecuario, ya documentada en montañas alpinas (GRABHERR 2003; GUISAN *et al.* 1995), en distintas áreas pirenaicas (MONJE 2003; LASANTA & VICENTE-SERRANO 2007; AMÁZTEGUI *et al.* 2010)) y en el propio Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PIQUÉ & GRÀCIA 2002). Sin embargo, se sabe muy poco sobre la velocidad de respuesta de los ecosistemas de alta montaña al cambio ambiental, tanto a escala de parcela como a escala general, y sobre el nivel de afectación de dichos cambios en sus poblaciones vegetales y animales, y por tanto en su biodiversidad.

La biodiversidad del piso subalpino se basa en gran parte en la compartimentación del paisaje

en mosaicos ecológicamente diversos. Flora y vegetación deben gran parte de su riqueza a los ambientes particulares (turberas, rocas y pedrizas, matorrales permanentes, neveros; NINOT & FERRÉ 2008). Además, estos ambientes concentran la diversidad más singular desde los puntos de vista biogeográfico y funcional (plantas endémicas, disjuntas, suculentas, insectívoras, micotróficas, etc.; ILLA *et al.* 2006). Los pastos, aunque menos singulares en estos aspectos, incluyen también mucha diversidad, tanto α (riqueza de las comunidades) como β (diferenciación florística entre comunidades). En comparación con ellos, los matorrales y los bosques subalpinos son mucho menos diversos.

Pinus uncinata Ramond ex DC. domina en la mayor parte de los bosques subalpinos pirenaicos, y unos pocos taxones arbustivos o subarbustivos protagonizan el sotobosque y los matorrales en este piso de vegetación (BRAUN-BLANQUET 1948; CARRILLO & NINOT 1992). Bajo uno y otros, las especies subordinadas son relativamente pocas, y muestran escasa variación a lo largo de toda la cordillera. Por todo ello, el avance de los bosques subalpinos a costa de pastos y de otras comunidades incidirá negativamente en las posibilidades de pervivencia de los taxones no forestales con poblaciones pequeñas, dispersas o cerca del límite de sus requerimientos ecológicos. También producirá cambios en la hidrología superficial, y por ello en la extensión de turberas y otros hábitats dependientes de aguas superficiales.

La reforestación espontánea

La expansión de los ecosistemas forestales subalpinos no se prevé ni regular ni constante, ya que tanto la diversidad fisiográfica como la variabilidad climática interanual dan multiplicidad de respuestas a la sucesión vegetal (HOLTMEIER & BROLL 2005; KÖRNER 2003). Además, la reforestación espontánea responde a combinaciones de factores que varían independientemente. Así, en un estudio realizado en el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici se encontró que el crecimiento de *Pinus uncinata* estaba correlacionado con las temperaturas de primavera y con la disponibilidad de nitrato en el suelo (SHEPPARD *et al.* 2001). También deben te-

nerse en cuenta diversos procesos de interacción biológica (diseminación y reclutamiento de árboles, competencia, facilitación, herbivorismo) y de perturbación (tala, incendio), que diversifican el proceso de reforestación espontánea (CAMARERO *et al.* 2000; DULLINGER *et al.* 2004). A nivel de ecosistemas, la «inercia ecológica» juega sin duda un importante papel en estos ambientes fríos, básicamente ralentizando las transformaciones edáficas y la dinámica de nutrientes (HOBBIE 2007).

El estudio detallado de 12 áreas en el límite forestal superior, o *timberline*, del bosque pirenaico de *Pinus uncinata* revela una cierta diversidad en la estructura de la vegetación y en su dinamismo (BATLLORI 2008; BATLLORI *et al.* 2009a). En la mayoría de casos el ecotono que separa el bosque subalpino de los pastos alpinos está constituido por un mosaico de fragmentos forestales, de pastos y de matorrales rastreros. Estas comunidades subarbustivas, aunque diferenciadas regionalmente, muestran un protagonismo generalizado en la dinámica del límite forestal. De un lado, matorrales densos y de cierto porte impiden la implantación arbórea, pero en cambio, la heterogeneidad inherente a la mayor parte de las comunidades subarbustivas, que incluyen pequeños claros, facilita el crecimiento de plántulas de árboles. También son esperables otros efectos de facilitación en el medio edáfico por parte de los subarbustos, por ejemplo a través de micorrización o de un aumento de fertilidad (DE LUCA & ZACKRISSON 2007).

Consecuentemente, el conocimiento del funcionamiento de los matorrales rastreros más extendidos en el ecotono «bosque-pasto» parece ser crucial para la comprensión de los procesos de la sucesión vegetal, y para la previsión de las respuestas espaciales respecto al cambio global. Nuestra hipótesis general es que, aunque dichos matorrales juegan un papel discreto a nivel de paisaje, actúan como elementos importantes modulando la dinámica de los límites forestales (BATLLORI *et al.* 2009b).

En los Pirineos, el abandono de las actividades tradicionales durante el último medio siglo ha

sido más intenso que en las áreas vecinas menos abruptas. El paisaje del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici de hace medio siglo mostraba plenamente la impronta de las actividades agropecuarias tradicionales (pastoreo, explotación forestal). La declaración de Parque Nacional en 1955 y el abandono generalizado de los usos tradicionales de las últimas décadas han incentivado algunos cambios paisajísticos notables en áreas concretas, aunque poco generalizables. Es necesario evaluar y analizar estos cambios paisajísticos en relación con aspectos topográficos y de uso del suelo, para poder prever escenarios de futuro a la luz del conocimiento detallado de los aspectos mencionados anteriormente (DULLINGER *et al.* 2004).

Objetivos

Por todo lo expuesto, en este proyecto hemos abordado un estudio detallado que permita documentar de forma pormenorizada el proceso de reforestación del piso subalpino en el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, incluyendo su zona periférica. Se trata de un estudio complejo que abarca distintos ámbitos, que van desde el análisis e interpretación del paisaje y de su dinámica hasta el estudio demográfico detallado de poblaciones de *Pinus uncinata*, y al de la respuesta de individuos juveniles de esta especie a cambios ambientales en parcelas experimentales. Atendiendo a la escala de aplicación y al planteamiento de los trabajos, los objetivos pueden concretarse en los siguientes seis puntos:

- Análisis y valoración de los cambios ocurridos en el paisaje subalpino en el pasado medio siglo, a través de fotointerpretación diacrónica.
- Estudio de una muestra significativa de bosques de formación reciente, en términos de estructura de pies arbóreos, de contenido florístico y de variables topográficas y edáficas.
- Estudio demográfico y de regeneración de poblaciones de *Pinus uncinata* cerca del límite superior del bosque subalpino, o *timberline*, donde el hipotético avance forestal podría tener especial relevancia.

- Evaluación de la estructura de las comunidades subarborescentes más frecuentes en el ecotono entre bosque subalpino y pastos, por el papel que ejercen como hábitat potencial de expansión forestal.
- Análisis de los efectos ejercidos por distintas especies subarborescentes en plántulas de *Pinus uncinata*, en base a parámetros biométricos y ecofisiológicos de estas plántulas.
- Estudio de la respuesta de plántulas de *Pinus uncinata* a cambios ambientales simulados en parcelas de estudio intensivo, que permitan prever respuestas adaptativas al cambio global.

A continuación exponemos de forma resumida las tareas realizadas y los principales resultados obtenidos, siguiendo la estructura de seis apartados correspondientes a los puntos enunciados.

CAMBIOS EN EL PAISAJE SUBALPINO DURANTE EL PASADO MEDIO SIGLO

Metodología

Definimos el piso subalpino como la zona altitudinal comprendida entre el límite superior potencial de los bosques de *Pinus uncinata*, según CARRERAS *et al.* (1996a), y la altitud que une los límites inferiores de dichos bosques en el paisaje actual, establecidos por CARRILLO & NINOT (1998) (fig. 1).

Los cambios paisajísticos se analizaron a partir de fotointerpretación de ortoimágenes de 1956 y de 2008. Las primeras se obtuvieron de la rectificación de aerofotogramas, mientras que las segundas estaban ya disponibles como ortoimágenes, y además en color y de píxel de 50 cm. La fotointerpretación se realizó en pantalla con el SIG Arc/Info, a una escala aproximada de 1:5.000. Creamos una cobertura única de polígonos, cada uno de ellos con dos atributos correspondientes a la vegetación de 1956 y de 2008. Diferenciamos un total de 14 unidades de vegetación, en base a su fisonomía (bosque denso, bosque abierto, matorral,

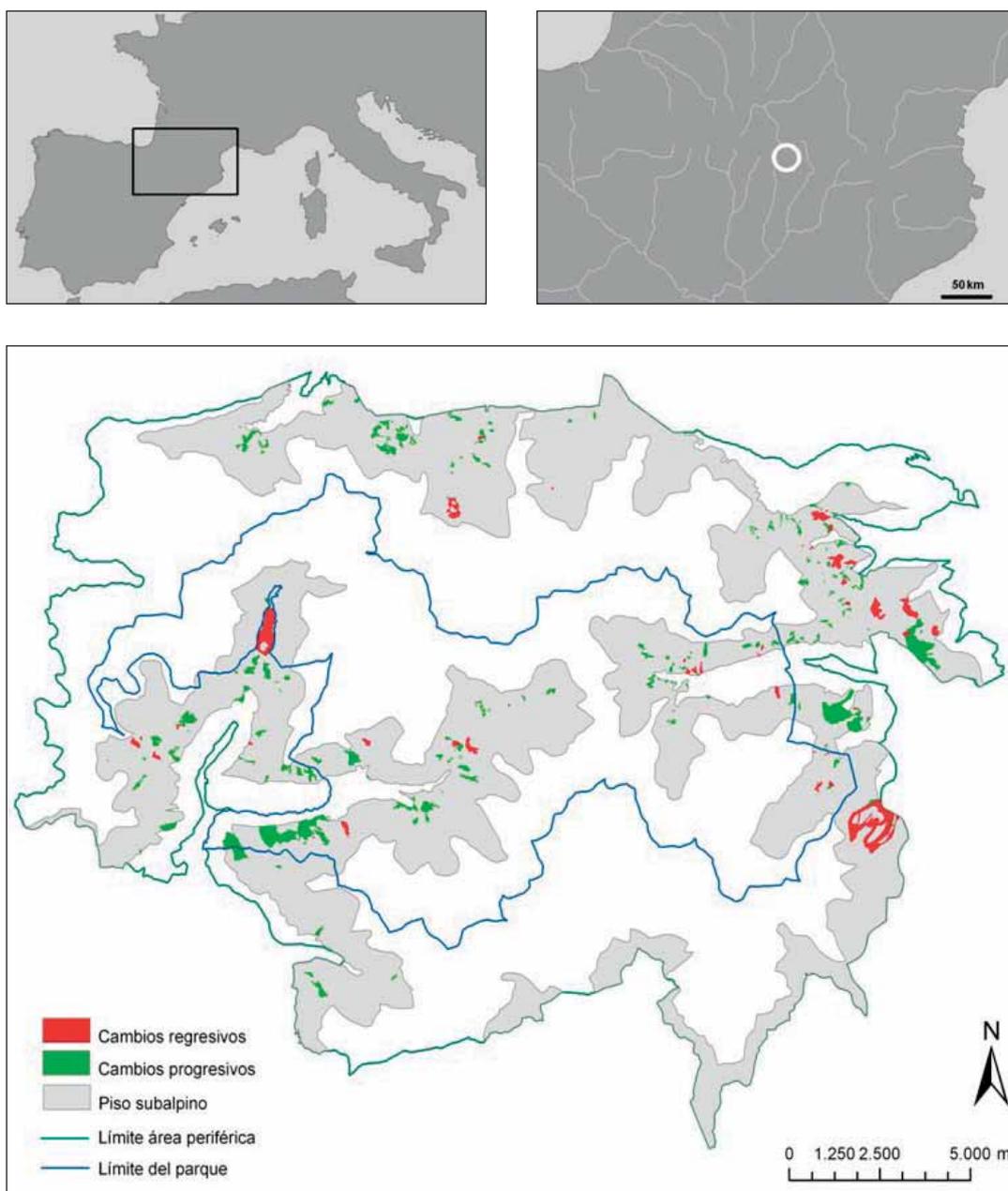


Figura 1. Mapa del Parque Nacional con su zona periférica, en el que se indica la extensión del piso subalpino. Las pequeñas superficies coloreadas han manifestado cambios en la vegetación durante el pasado medio siglo, progresivos (por ejemplo, pastos reforestados espontáneamente) o regresivos (entre los que destacan las pistas de esquí de Espot, a la derecha, y el gran embalse de Cavallers, a la izquierda).

Figure 1. Map of the National Park with its buffer zone, where the shaded area corresponds to the subalpine belt. The small areas and dots with contrasting colours indicate changes in vegetation during the last half century, some progressive (i.e., spontaneous reforestation on grasslands) and other regressive (the most extensive corresponding to deforestation for ski tracks, and to a big water reservoir).

pasto, etc.). El conocimiento previo de la vegetación de la zona (CARRILLO & NINOT 1992, 1998) permite inferir las comunidades vegetales correspondientes a dichas unidades, y a valorar los cambios de vegetación entre las dos fechas de análisis desde el punto de vista de la dinámica de la vegetación (CARRILLO *et al.* 2010)

Resultados y discusión

El área cartografiada tiene una extensión de 15.287 ha, de las cuales poco más de 2.100 corresponden a hábitats no colonizables por el bosque (roquedos, pedrizas, lagos, etc.). De la superficie forestal potencial (86,2% del total) poco más de un tercio (29,8%) está cubierto por bosques densos de *Pinus uncinata* y un 12,4% lleva poblaciones dispersas del mismo pino. El resto corresponde a comunidades sucesionales, principalmente pastos y matorrales (fig. 2).

Las comunidades forestales cubrían porcentajes poco inferiores en la década de 1950, de forma que la reforestación global ha sido relativamente baja, a pesar del medio siglo transcurrido con actividad antrópica decreciente. En resumen, el bosque denso sólo ha aumentado en un 2,4% sobre el total del área cartografiada. De todas formas, un análisis

más detallado permite evaluar con precisión para cada unidad los cambios sucesionales en ambos sentidos (progresivo y regresivo), y evidencia que la aparente poca variación esconde ganancias y pérdidas notables (fig. 2; CARRILLO *et al.* 2010). Estos cambios corresponden mayoritariamente a reforestación de pequeñas superficies que en 1956 eran matorral, pasto o claros forestales, frecuentemente con árboles dispersos. También ha habido deforestación por tala, aludes, incendios o apertura de pistas de esquí.

Teniendo en cuenta todas las unidades de paisaje, los cambios progresivos afectan más superficie que los regresivos (6,67 contra 3,11%). En otro aspecto, también hay que considerar que los cambios regresivos en general y la deforestación en particular se han dado principalmente en el área periférica del Parque, mientras que los cambios progresivos están distribuidos indistintamente (fig. 1).

SUCESIÓN FORESTAL: ESTRUCTURA DE BOSQUES RECIENTES

Material y métodos

Establecimos unas parcelas forestales en las áreas donde se había detectado reforestación a lo largo del último medio siglo, a partir de unidades no forestales o de pinares poco densos. En total, analizamos 29 parcelas distribuidas por el piso subalpino del Parque, incluyendo distintas tipologías fisiográficas (sustrato, altitud, orientación) y distintas situaciones de partida (pastos, matorrales, áreas afectadas por aludes o por fuegos forestales).

Cada parcela corresponde a una superficie circular de 10 m de radio (314 m²), en la que anotamos los datos básicos de localización y fisiografía, y levantamos un inventario fitosociológico completo (lista y valoración de todas las especies de cormófitos y de grandes musgos terrícolas). Realizamos un censo con localización espacial de los individuos arbóreos o arborescentes y tomamos su diámetro a 1,30 m de altura (DAP, diámetro a la altura del pecho). También censamos las plántulas (individuos de menos de 0,5 m de altura) y vástagos pe-

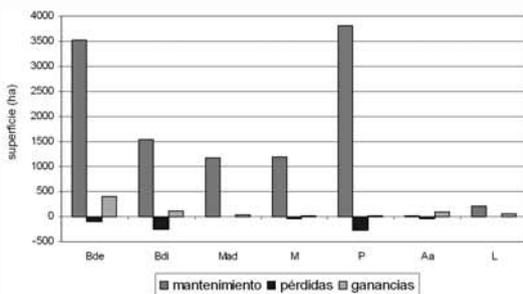


Figura 2. Extensión de las unidades de paisaje que muestran variaciones apreciables durante el pasado medio siglo. Para cada una se evalúa la superficie mantenida, perdida y ganada. Bde, bosque denso; Bdi, bosque disperso; Mad, matorral con árboles dispersos; M, matorral; P, pastos; Aa, áreas antropizadas; L, lagos.

Figure 2. Area occupied by the main landscape units. For each unit the bars evaluate the stable area, losses and gains during the period considered. Bde, dense forest; Bdi, open forest; Mad, scrub with sparse trees; M, scrub; P, grasslands; Aa, anthropized areas; L, lakes.

queños (individuos más altos, con DAP <2 cm) de las especies arbóreas. En cuanto a los pies arborescentes (DAP = 2-5 cm) y arbóreos (DAP >5 cm) evaluamos la altura y los diámetros de copa de una muestra representativa, en concreto de alrededor de 10 individuos distribuidos entre la variedad de diámetros. De cada uno de estos individuos extrajimos un testigo de madera con barrena de Pressler para posterior análisis dendrométrico en el laboratorio (resultados no expuestos aquí).

Resultados y discusión

De las parcelas estudiadas la mitad corresponden a antiguos pastos mesófilos, un cuarto a antiguos matorrales (principalmente de *Rhododendron ferrugineum*) y el resto a áreas forestales que se habían visto afectadas por aludes o incendios. En general la reforestación se dio por expansión de bosques vecinos, y en muchos casos las unidades no forestales incluían ya algún pino disperso.

Los bosques resultantes muestran una elevada densidad de pies arbóreos (casi exclusivamente *Pinus uncinata*), aunque hay mucha variabilidad entre parcelas (en muchos casos entre 1.000 y 3.000 pies/ha; tabla 1). La densidad de vástagos pequeños y plántulas es también muy variable, siendo muy baja o incluso nula en los casos de más densidad de copas.

En todas las parcelas dominaron los pies arbóreos de las clases diamétricas pequeñas, de 5 a 20 cm (fig. 3). Sin embargo, en muchas parcelas son escasas las plántulas y los vástagos pequeños (DAP <5

cm), en comparación con los pies algo más gruesos, lo que indicaría unas condiciones menos propicias para el establecimiento de juveniles durante las últimas décadas. En general sólo superan los 30 cm de diámetro los árboles ya existentes en la década de 1950. El dosel de copas alcanza alturas de entre 8 y 12 m, y está bastante cerrado teniendo en cuenta el carácter heliófilo de *Pinus uncinata*. Los estratos arbustivo y herbáceo muestran mucha variabilidad, dependiendo de la vegetación previa a la reforestación y de aspectos fitotopográficos.

Se trata de bosques relativamente ricos florísticamente, lo que se debe principalmente al estrato herbáceo y a la frecuencia de especies bastante ubiquestas (*Achillea millefolium*, *Carlina aculis* o *Carex caryophylla*). Son más raros los taxones de preferencia forestal (*Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum* o *Melampyrum pratense*), y se restringen a bosques formados sobre antiguos matorrales o sobre zonas desforestadas accidentalmente.

DEMOGRAFÍA Y REGENERACIÓN DE *PINUS UNCINATA* EN LA *TIMBERLINE*

Material y métodos

Escogimos cuatro parcelas para el estudio intensivo de la *timberline*, localizadas en port de Gelada (PU), Serrat Contador (SU), estanys de Delluí (EU) y bosc de Durro (DU). Se trata de parcelas rectangulares, con el lado mayor dispuesto a lo

Parámetros estructurales	media	desviación estándar
Densidad de individuos arbóreos (pies >5 cm / ha)	1.668,4	± 964,5
Densidad de individuos arborescentes (2-5 cm / ha)	546,6	± 849,1
Densidad de plántulas y vástagos pequeños (<2 cm / ha)	441,2	± 432,1
Cobertura arbórea (%)	70,5	± 9,2
Cobertura arbustiva (%)	36,4	± 22,3
Cobertura herbácea (%)	68,6	± 19,0
Número de especies vasculares	51,2	± 13,7

Tabla 1. Valor medio (y desviación estándar) de los principales parámetros estructurales en las parcelas de bosque secundario estudiadas (n=29).

Table 1. Mean (and standard deviation) of the main structure parameters in the secondary forest plots studied (n=29).

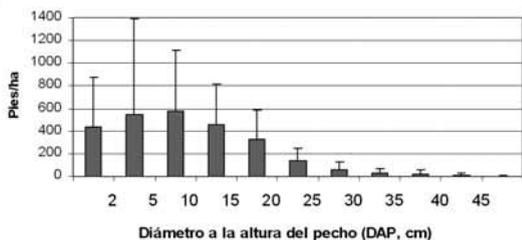


Figura 3. Densidad de individuos (pies/hectárea) de especies arbóreas en las 29 parcelas estudiadas, distribuidos en clases diamétricas. Se indica la densidad media (barras) y la desviación estándar (segmentos).

Figure 3. Density of individuals (specimens/hectare) of tree species in the 29 plots studied, indicated as mean density (bars) and standard deviation (segments), according to diameter classes.

largo de la vertiente, y comprendiendo desde el bosque subalpino típico hasta los pastos alpinos. Su longitud varía entre 100 y 150 m, dependiendo de la amplitud del ecotono, y la anchura fue de 10 m en tres y de 40 m en la otra (fig. 4). En cada una cartografiamos todos los individuos de *Pinus uncinata* (coordenadas relativas x e y) y determinamos su edad mediante la extracción de testigos radiales de madera de la base del tronco. Para los

individuos de menor porte (plántulas y vástagos pequeños) la edad se determinó mediante el recuento de las marcas anuales de crecimiento. También extrajimos testigos de madera a 1,30 m del suelo (en árboles con diámetro a esta altura mayor de 10-12 cm) para determinar las tasas de crecimiento diametral. En total obtuvimos 784 testigos de madera para determinación de la edad y 290 para el análisis de las tasas de crecimiento, todo ello siguiendo métodos dendrocronológicos estándares (STOKES & SMILEY 1986).

Mediante un proceso de datación desarrollado previamente (BATLLORI & GUTIÉRREZ 2008) determinamos el año de germinación de todos los individuos muestreados, lo que permitió definir la estructura demográfica de las poblaciones estudiadas. A partir de esta base inferimos las tasas de mortalidad anual de las poblaciones, utilizando el modelo exponencial negativo y el modelo potencial (HETT & LOUCKS 1976) ajustados sobre los datos linealizados de edad (transformación por logaritmo) de cada localidad. Por otro lado, la estructura espacial de las poblaciones se analizó mediante técnicas estadísticas específicas (análisis

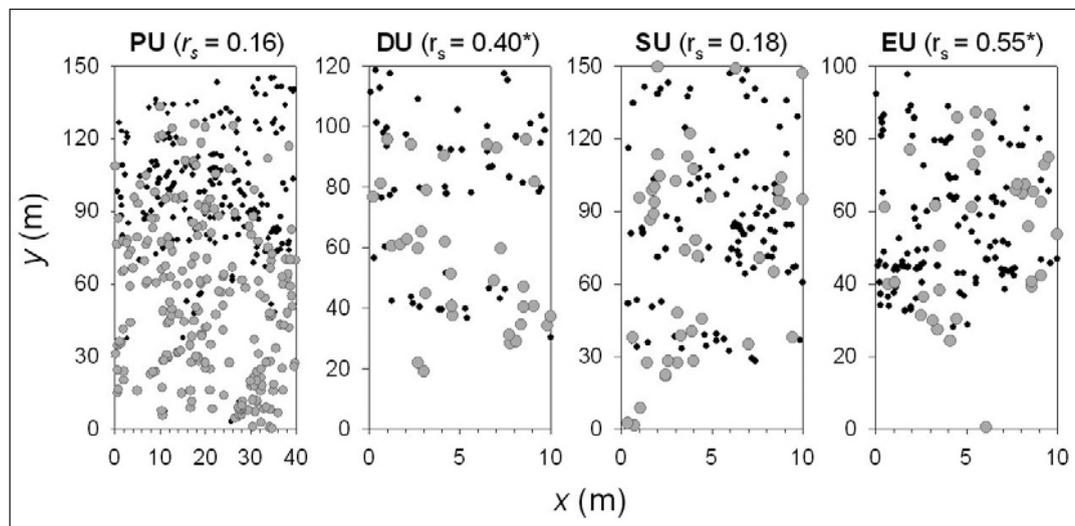


Figura 4. Distribución espacial de los individuos reclutados en los periodos 1950-1974 (puntos grises) y 1975-1999 (puntos negros) en las cuatro localidades estudiadas en el Parque. En cada parcela, el eje y corresponde al máximo gradiente de altitud, y transcurre desde el bosque denso (valor 0) hasta el pasto alpino. El valor del coeficiente de correlación corregido espacialmente (r_s) se muestra en cada gráfico; los símbolos * indican coeficientes de correlación significativos ($p < 0,05$).

Figure 4. Spatial distribution of the individuals recruited during the periods 1950-1974 (grey dots) and 1975-1999 (black dots) in the four plots studied. The y axis of each plot runs from the closed forest (0) to the alpine grasslands. The spatially-corrected correlation coefficient (r_s) is indicated over each graph; * denotes significance in the correlation coefficients (at $p < 0.05$).

de puntos, WIEGAND & MOLONEY 2004; y superficies, LEGENDRE & FORTIN 1989) en base a la cartografía de los individuos. Finalmente, los efectos del clima sobre el crecimiento radial y la regeneración durante los últimos 30 años se determinaron mediante correlaciones (programa DENDROCLIM2002, BIONDI & WAIKUL 2004) y modelos lineales generalizados (GLM), respectivamente.

Resultados y discusión

Reconstrucción de la estructura demográfica de edades y tamaños

La estructura demográfica en las cuatro localidades estudiadas para el periodo 1850-2000 refleja un aumento del reclutamiento de árboles en la *timber-*

line a lo largo del siglo XX, especialmente pronunciado a partir de 1950 (fig. 5). Además ha sido un proceso continuo, ya que no se distinguen cohortes separadas. Esto, junto con la gran abundancia de la clase regeneradora (plántulas y vástagos), indicaría que las condiciones ambientales y el régimen de perturbaciones desde la década de 1950 han sido favorables para la regeneración de *Pinus uncinata* en la *timberline*. Por otro lado, la estructura de tamaños en las cuatro localidades presenta distribuciones en forma de J, que reflejan la actual abundancia de la clase regeneradora en la *timberline*, y que son típicas de bosques disetáneos (HETT & LOUCKS 1976).

Sin embargo, se detecta también una disminución del reclutamiento a partir de la década de

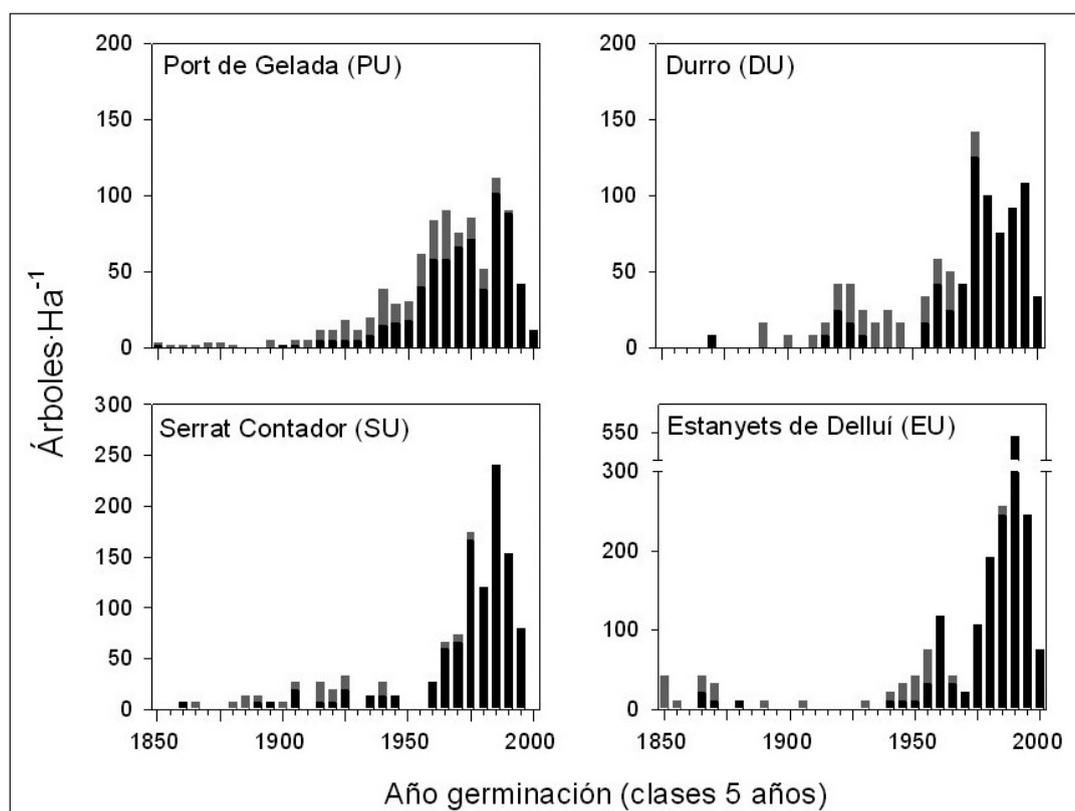


Figura 5. Estructura demográfica de *Pinus uncinata* en las cuatro localidades estudiadas, en clases de cinco años de edad. Las barras grises indican individuos con un error de datación >5 años, y las barras negras individuos con error de datación <5 años.

Figure 5. Demographic structure in five year classes of *Pinus uncinata* in the four plots studied. Grey bars indicate individuals with dating error >5 years, and black bars stand for individuals with dating error <5 years.

1990, lo que en otras poblaciones pirenaicas de la *timberline* se ha atribuido al aumento de la variabilidad en las condiciones climáticas extremas, tales como eventos de sequía, de frío intenso o de baja innivación, en el contexto del cambio climático (CAMARERO & GUTIÉRREZ 2004).

Reconstrucción de la estructura espacial y temporal

El análisis del patrón espacio-temporal de los procesos de regeneración reciente en las localidades estudiadas ha evidenciado que la clase regeneradora (plántulas y vástagos) presenta agregación en el espacio a pequeña escala (de 0 a 3 m), mientras que los adultos muestran un patrón de distribución al azar. Además, plántulas y vástagos aparecieron significativamente segregados respecto a los adultos. A pesar de la agregación espacial de la clase regeneradora, los análisis de autocorrelación espacial no han revelado la presencia de grupos homogéneos de edad de las plántulas ni de los vástagos. Finalmente, la relación espacial entre la distribución de las plántulas y los árboles reproductores (con piñas maduras) ha evidenciado picos significativos de agregación a distancias de hasta 17 m.

La segregación espacial entre adultos y clase regeneradora indica que la regeneración reciente en la *timberline* del Parque se ha producido por encima del límite del bosque cerrado. Además, los agregados de la clase regeneradora no corresponden a grupos homogéneos de edad, y los piñones se dispersan eficazmente a distancias medias (del orden de 17 m). Por lo tanto, la dispersión de los pequeños piñones alados de *Pinus uncinata* no parece ser actualmente un factor limitante para la dinámica de la *timberline*. La agregación espacial a pequeña escala de la clase regeneradora se ha descrito en la *timberline* de otras zonas montañosas (ALFTINE *et al.* 2003) y se ha atribuido a condiciones microambientales más favorables para la supervivencia de las plántulas. La agregación de individuos juveniles favorece la retención del manto nival que los protege, por ejemplo de la abrasión y de las bajas temperaturas durante el invierno (SMITH *et al.* 2003; BATLLORI *et al.* 2009b). La falta de agregación espacial de los adultos se explicaría por procesos de mortalidad densode-

pendientes a lo largo del tiempo (por ejemplo a causa de la competencia por la luz o los nutrientes; HUMPHRIES *et al.* 2008).

Por otro lado, los marcados incrementos en el reclutamiento a partir de la década de 1950 junto con la agregación espacial de la clase regeneradora, sugieren la presencia de procesos de retroalimentación positiva en la dinámica de regeneración de *Pinus uncinata* en la *timberline* (ALFTINE *et al.* 2003). Así, bajo condiciones climáticas favorables, la disposición de individuos en agregados promueve el establecimiento de nuevos individuos y su supervivencia, acelerando los procesos de reclutamiento. Pero las condiciones climáticas desfavorables, más frecuentes por el incremento de la variabilidad climática, truncarían este proceso de retroalimentación y llevarían a la disminución en el reclutamiento. A pesar de los estudios realizados hasta el momento (véase más abajo), todavía se desconocen las condiciones climáticas específicas que promueven o inhiben el reclutamiento de *Pinus uncinata* en la *timberline*.

Determinación de las tasas de establecimiento y mortalidad

Las tasas anuales de mortalidad inferidas para la *timberline* varían entre el 0,09 y el 0,71%, valores similares a las tasas de mortalidad descritas para bosques subalpinos de coníferas a menor altitud (entre el 0,5 y el 2,15%; HETT & LOUCKS 1976; BOSCH & GUTIÉRREZ 1999). Además, detectamos una baja proporción de plántulas muertas en las cuatro localidades estudiadas (valor medio de 2,63%). Estos resultados, junto con los del subapartado sobre demografía, enfatizan que las condiciones climáticas en la *timberline* a lo largo del siglo XX han sido favorables para el reclutamiento de árboles.

¿Corresponden estos aumentos del reclutamiento a procesos de densificación, o a una migración altitudinal de la *timberline*? La relación espacial entre periodos consecutivos de establecimiento (1950-1974 y 1975-1999) ha revelado que no existe una segregación significativa entre ambos (fig. 4). Así, a pesar de la segregación espacial descrita entre adultos y clase regeneradora, que indica que la regeneración se produce

por encima del bosque cerrado, los procesos de reforestación observados en la *timberline* en el Parque corresponden a una densificación y no a una migración altitudinal de las poblaciones.

Efectos de las condiciones climáticas sobre el establecimiento y el crecimiento de los árboles

Las series de crecimiento radial de los árboles de las cuatro localidades estudiadas presentaron un grado elevado de sincronización para el periodo 1955-2000. En cambio, las relaciones entre el reclutamiento de los últimos 30 años y los factores climáticos fueron más variables entre localidades. Esto responde a que el crecimiento de los árboles adultos en la *timberline*, dada su distribución no agregada, está principalmente influenciado por las condiciones climáticas generales (PAULSEN *et al.* 2000), mientras que las plántulas están acopladas a las condiciones microclimáticas a nivel del suelo (KÖRNER 2003).

El análisis de los efectos de las condiciones climáticas sobre el crecimiento radial y la regeneración muestra que las bajas temperaturas durante el periodo fisiológicamente activo (junio-otoño) son el factor más limitante para el crecimiento y la regeneración de *Pinus uncinata* en la *timberline* (fig. 6). Sin embargo, hemos obtenido relaciones negativas del crecimiento con las temperaturas elevadas de verano en algunas localidades (por ejemplo, del mes de julio en Delluí). Además, la relación entre la abundancia de plántulas y las condiciones climáticas de los tres años posteriores a su germinación ha evidenciado una relación negativa con las temperaturas de otoño en todas las localidades, y positiva con la precipitación. Estos resultados muestran la posible influencia negativa de períodos de estrés hídrico tanto en el crecimiento como en la regeneración, y enfatizan la importancia que puede tener el balance temperatura-precipitación en la dinámica de la *timberline* a medio plazo en el contexto del cambio climático, que podría conllevar incrementos de temperatura sin aumentos de precipitación.

ESTRUCTURA FUNCIONAL DE COMUNIDADES SUBARBUSTIVAS PREFORESTALES

Material y métodos

Muestreamos las comunidades subarbustivas más comunes en el piso subalpino del Parque, concretamente seis comunidades dominadas cada una por distintas especies: *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala*, *Genista balansae* subsp. *europaea*, *Juniperus communis* subsp. *nana* i *Arctostaphylos uva-ursi*. De cada comunidad obtuvimos entre dos y cuatro muestras de localidades distintas; para las más ubicuas o variables procuramos que las muestras reflejasen su variabilidad. Cada muestra corresponde a una descripción a escala de parcela (inventario y variables fisonómicas y topográficas) y a la recolecta de material vegetal epigeo y de los horizontes orgánicos del suelo. Para ello, cortamos la vegetación a ras de suelo de cinco superficies cuadradas disjuntas (cinco submuestras), de dimensión variable (entre 25 y 50 cm de lado) según el porte y la heterogeneidad espacial de la comunidad. También recolectamos brotes de distintos pies de la especie dominante, y los mantuvimos en ambiente fresco y saturado de agua hasta su procesado.

En el laboratorio, a partir de hojas hidratadas (entre 15 y 60 por muestra) obtuvimos la superficie foliar, el peso fresco y el peso seco (tras dos días a 60 °C). El resto del material vegetal se dejó secar y se separó, dentro de cada submuestra, en distintos compartimentos funcionales (tallos, hojas y frutos de la especie dominante, otros subarbustos, gramínoles, forbias, criptógamas, necromasa). Todo este material ya clasificado se secó a 60-70 °C durante dos días y se pesó, para obtener posteriormente medianas y porcentajes, y para relacionar dichos valores con las superficies de muestreo. Tanto en estos tratamientos como en los muestreos previos seguimos protocolos estándar, en parte siguiendo a CORNELISEN *et al.* (2003).

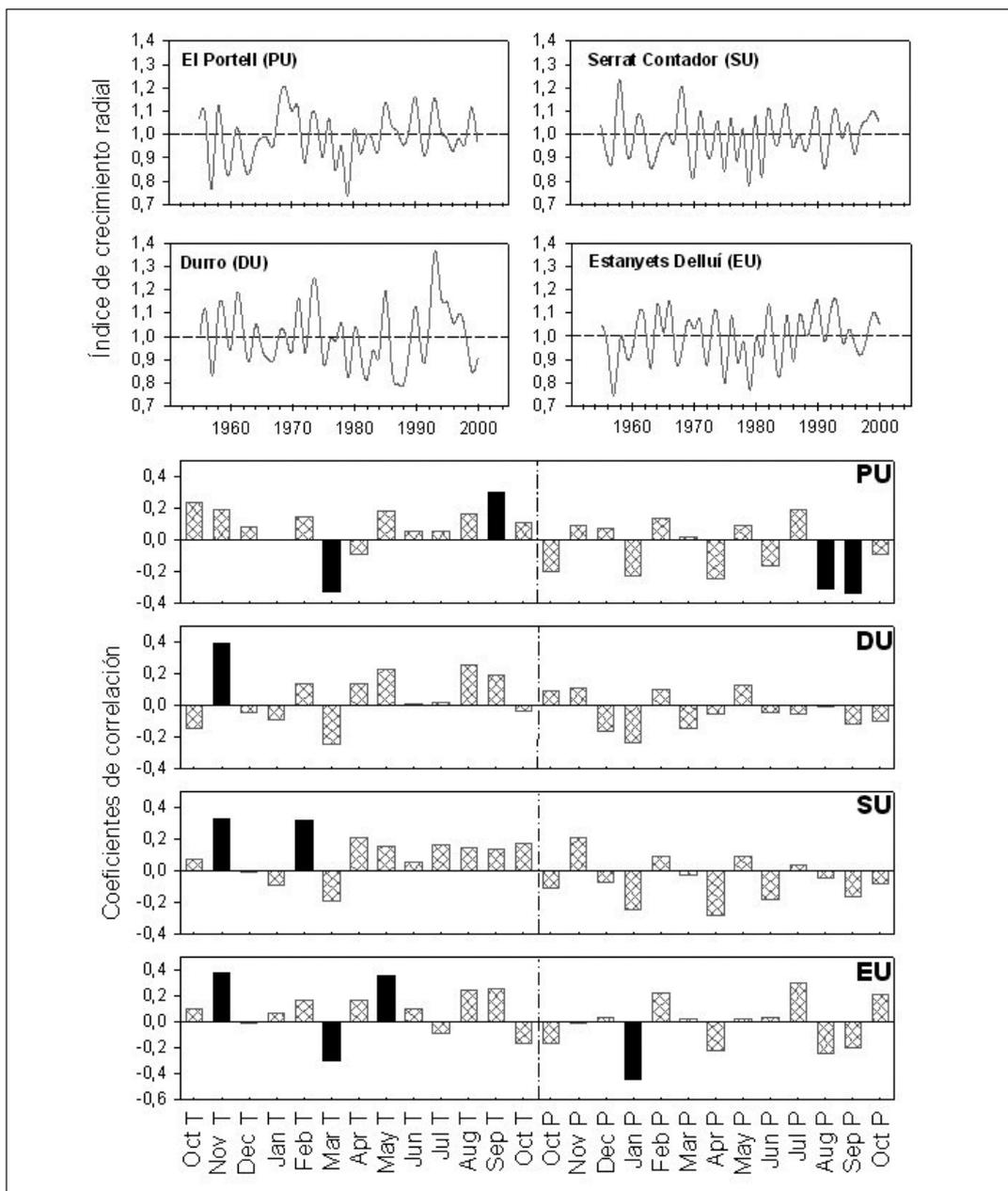


Figura 6. Series de crecimiento radial (arriba) y coeficientes de correlación entre el crecimiento radial indexado y las variables climáticas mensuales (T, temperatura; P, precipitación) para el periodo 1955-2000 en las cuatro localidades estudiadas. Las barras negras representan los valores de correlación significativos ($p < 0,05$). Las relaciones con el clima se han analizado para el periodo que afecta a la formación de los anillos, desde el otoño del año anterior hasta el otoño del año de crecimiento.

Figure 6. Series of radial growth (up) and correlation coefficients between radial growth and monthly climatic variables (T, temperature; P, rainfall) during 1955-2000 in the four plots studied. Black bars indicate significant correlation coefficients ($p < 0.05$). Growth-climate relationships were analyzed for the period affecting the ring formation, namely from October of the preceding year to October of the growing year.

Resultados y discusión

En términos globales, entre las seis comunidades estudiadas se distinguen cuatro de cierto porte (de *Rhododendron*, de *Juniperus*, de *Arctostaphylos* y de *Genista*), y otras dos (de *Vaccinium* y de *Dryas*) que en términos de biomasa casi corresponden a pastos ralos o tundras (300-550 g/m²; fig. 7). La biomasa total de las comunidades viene determinada principalmente por la inversión en estructuras leñosas, y en segundo lugar por el porte (por ejemplo, prostrado en *Arctostaphylos*). Destaca por sus valores superiores el matorral de *Genista*, en relación con sus condiciones ecológicas más favorables dada su situación fitotopográfica (subalpino inferior) y dinámica (comunidad de sustitución; MONTANÉ *et al.* 2009). Las formaciones de *Arctostaphylos* y de *Dryas* sobresalen por la proporción superior de necromasa (hojarasca y mantillo); lo atribuimos a las malas condiciones para la mineralización, en el primer caso por baja humedad, y en el segundo quizá por bajas temperaturas (FROMARD 1984; CARRERAS *et al.* 1996b).

Los parámetros foliares distinguen claramente tres grupos de especies subarborescentes. De un lado

están las de hojas (o tallos fotosintéticos) perennes y persistentes varios años (*Arctostaphylos*, *Juniperus*, *Genista*), con índices foliares elevados y con poca superficie fotosintética por unidad de peso. Forman comunidades en exposición solana, con periodo vegetativo relativamente largo, pero con eventos de sequía estival y, debido a las coberturas nevadas irregulares, de intenso frío hibernal, también asociado a sequía. *Rhododendron*, a pesar de ser perennifolio, da hojas bastante menos masivas y con menor recubrimiento a escala de comunidad. Los biotopos que ocupa conllevan veranos cortos y frescos, y fertilidad edáfica relativamente baja. Finalmente, *Vaccinium uliginosum* y *Dryas octopetala* renuevan el follaje anualmente, siendo estas hojas mucho menos costosas que las anteriores. Su índice foliar relativamente bajo a escala de comunidad (poco más de 1) se halla compensado por una mayor presencia relativa de gramíneas, principalmente cespitosas y con bases relativamente consistentes; ello indicaría condiciones ambientales más duras.

En términos de adecuación para la germinación y establecimiento de *Pinus uncinata*, las comunidades de menor porte ejercerían a la vez menor com-

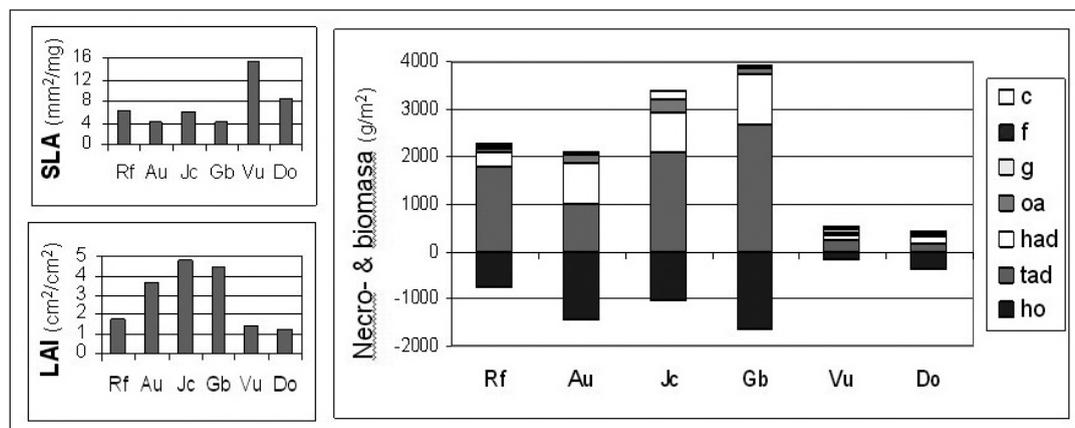


Figura 7. Descriptores funcionales de las hojas de las especies dominantes en comunidades subarborescentes (SLA, superficie específica foliar; LAI, índice foliar) y biomasa y necromasa de dichas comunidades (en peso seco por m²). Rf, *Rhododendron ferrugineum*; Au, *Arctostaphylos uva-ursi*; Jc, *Juniperus communis* subsp. *nana*; Gb, *Genista europaea* subsp. *balansae*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Do, *Dryas octopetala*; tad, tallos de la especie dominante; had, hojas de la especie dominante (tallos fotosintéticos en *Genista*); oa, otros subarborescentes; g, gramíneas; f, forbías; c, criptógamas; ho, hojarasca.

Figure 7. Leaf functional traits of the dominant species in the shrubby communities (SLA, specific leaf area; LAI, leaf area index) and biomass and necromass of these communities (dry weight per m²). See the species codes in the preceding paragraph; tad, stems of the dominant species; had, leaves of the dominant species (green twigs in *Genista*); oa, other subshrubs; g, grasses; f, forbs; c, cryptogams; ho, litter.

petencia y menor protección (SMITH *et al.* 2003). En la práctica, la combinación de ambos efectos se traduce en una presencia relativamente baja de plántulas de pino establecidas. Por el contrario, las comunidades de más porte, y principalmente la de *Rhododendron ferrugineum*, son un hábitat más adecuado para dichos juveniles (BATLLORI *et al.* 2009b). De todas formas, en la colonización de matorrales por *Pinus uncinata* parecen influir más las condiciones ambientales generales (más adversas en las solanas que en las umbrías) que la estructura de las comunidades de acogida, al menos a partir de cierto tamaño de las plántulas.

EFFECTOS DE SUBARBUSTOS EN LA IMPLANTACIÓN DE *PINUS UNCINATA*

Material y métodos

En tres localidades del límite superior del bosque subalpino muestreamos plántulas de *Pinus uncinata*, crecidas en pasto abierto y en el interior de distintas comunidades subarbusivas. En las tres localidades tomamos muestras correspondientes a pasto abierto y a la comunidad de *Rhododendron ferrugineum*, mientras que las comunidades de *Vaccinium uliginosum* y de *Dryas octopetala* se muestrearon en dos localidades, y la de *Loiseleuria procumbens* sólo en una.

En cada localidad se muestrearon cinco plántulas de tamaño similar en cada tipo de comunidad subarbusiva y en pasto abierto, y también tomamos muestras de hojarasca, de suelo superficial (0-5 cm) y de brotes con hojas de cada arbusto. De cada plántula medimos la altura y el diámetro basal, y cortamos uno o dos brotes del año para analizarlos en el laboratorio: pesamos y medimos el área foliar de 20 hojas hidratadas mediante un escáner, y luego las secamos a 60 °C durante 48 h y las trituramos con un molino de bolas. Las concentraciones y las relaciones isotópicas de C y N se analizaron para una submuestra por plántula y sustrato. La abundancia del isótopo de carbono-13 ($\delta^{13}\text{C}$) en tejidos vegetales está directamente relacionada con la conductancia estomática y con la tasa fotosintética de la planta, mientras que la del

isótopo pesado de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en planta se considera una variable integradora de los procesos que intervienen en el ciclo del N (ROBINSON 2001), y depende en parte del tipo e importancia de las asociaciones micorrízicas (HANDLEY & SCRIMGEOUR 1997).

A partir de estas medidas obtuvimos los siguientes índices: «esbeltez» de la plántula (altura / diámetro basal), área foliar específica (SLA, área foliar / peso foliar seco, en $\text{mm}^2\text{-mg}^{-1}$) y contenido de materia seca de las hojas (LDMC, peso de hojas secas / peso de hojas hidratadas, mg-g^{-1}). Tanto en estos índices como en el muestreo de campo seguimos protocolos estandarizados (CORNELISSEN *et al.* 2003).

Comparamos las diferencias en los rasgos funcionales de las plántulas y hojas procedentes de las distintas comunidades, tomando las localidades como réplicas.

Resultados y discusión

Las plántulas estudiadas presentaron diámetros similares entre las distintas comunidades, mientras que la altura fue claramente superior en las que crecían en *Rhododendron* respecto al resto y, por consiguiente, éstas fueron más esbeltas (fig. 8). Ello puede ser debido a una protección física frente al clima ejercida por el arbusto, o a una mayor competencia por la luz del mismo, que obligaría a la plántula a invertir en altura. Un aumento de la estatura constituye una estrategia de las plantas para tener éxito respecto a sus competidores, de la que cabe esperar un aumento de la intercepción de la luz y de la asimilación de nutrientes. En nuestro caso, las plántulas que crecían en *Rhododendron* presentaron un mayor contenido de N foliar que las que crecían en pasto abierto.

No observamos diferencias en ninguna localidad en el $\delta^{13}\text{C}$ entre las plántulas creciendo en el pasto y las que crecían en los distintos subarbusivos, lo que indicaría que ni el estrés hídrico ni las perturbaciones obligaron a cerrar los estomas de forma aparente.

En general las plántulas crecidas en subarbusivos presentaron un SLA superior al de las crecidas en

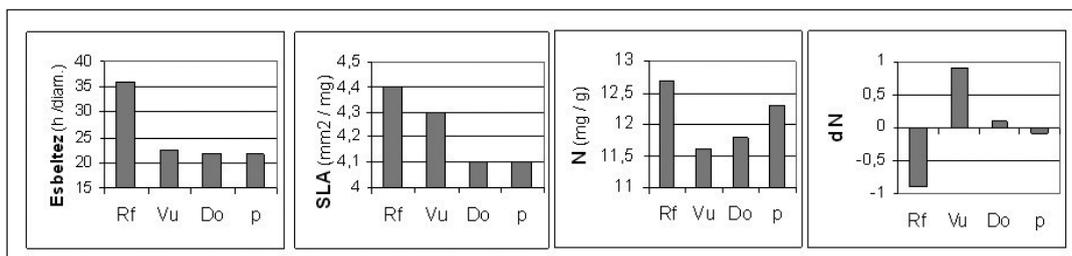


Figura 8. Características de las plántulas de *Pinus uncinata* que mostraron diferencias significativas según la comunidad donde crecían: Rf, *Rhododendron ferrugineum*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Do, *Dryas octopetala*; p, pasto. No se muestran los valores correspondientes a la comunidad de *Loiseleuria procumbens*, por provenir de una sola localidad.

Figure 8. Traits where the *Pinus uncinata* seedlings showed significant differences, according to the communities they inhabited: Rf, *Rhododendron ferrugineum*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Do, *Dryas octopetala*; p, grassland. The values corresponding to the *Loiseleuria procumbens* community are not shown, since they come from a sole plot.

pasto abierto (excepto las que crecían en *Dryas*), sugiriendo una mayor capacidad fotosintética en aquellas. Sin embargo, a excepción de la comunidad de *Rhododendron*, el contenido en N foliar de las plántulas de comunidades subarbuscivas nunca fue superior al de las de pasto, e incluso fue inferior en el caso de *Vaccinium*. Si se considera el contenido de N por unidad de superficie foliar, las plántulas que crecían sobre *Vaccinium* o *Loiseleuria* presentaron valores significativamente inferiores a los que crecían en el pasto. Las que se hallaban en el resto de sustratos no presentaron diferencias significativas.

Las distintas plántulas presentaron diferencias en el $\delta^{15}\text{N}$ de las hojas, lo que indica diferencias en las fuentes de N edáfico según sustrato. Dado que la hojarasca de ericáceas presenta valores muy bajos de $\delta^{15}\text{N}$, cabría esperar que su mineralización y la asimilación de N por las plántulas de lugar a valores más bajos en dichas plántulas que en las que crecían en pasto abierto. Esto sólo ocurrió con *Rhododendron*, mientras que en las comunidades de *Loiseleuria* y de *Vaccinium* no hubo diferencias claras, o incluso el valor fue mayor. En el caso de *Dryas*, una rosácea, los valores fueron ligeramente inferiores; sin embargo, en este caso podría reflejar una ligera fijación de N atmosférico por parte de este subarbuscivo.

En resumen, las relaciones de competencia y facilitación entre las plántulas de *Pinus uncinata* y los subarbuscivos son complejas y dependientes del

tipo de subarbuscivo (MONTANÉ *et al.* 2007). Sólo las plántulas de pino que crecían en *Rhododendron ferrugineum* presentaron diferencias claras en un conjunto de rasgos (mayor esbeltez, mayor SLA, mayor contenido en N foliar) que indicarían una mayor capacidad fotosintética respecto a las plántulas de pasto abierto. En el resto de comunidades subarbuscivas, sólo un mayor SLA sugiere una mayor capacidad fotosintética de las plántulas. En ningún caso se observa que la competencia por los recursos con los subarbuscivos afecte su capacidad de asimilación de carbono.

EXPERIMENTACIÓN CON PLÁNTULAS DE *PINUS UNCINATA*

Material y métodos

En otoño de 2006 establecimos una parcela experimental para un seguimiento intensivo. Se halla situada en las cercanías del Parque Nacional (Serrat de Capifonts, Pallars Sobirà), por su mejor adecuación a un estudio manipulativo y a las actividades de seguimiento requeridas. Es un área representativa de la zona de la *timberline* del Parque en los aspectos ecológicos: está situada a 2400 m de altitud, la temperatura del mes más cálido (julio) es de 11 °C, y alberga una población discontinua de *Pinus uncinata* que alterna con matorral de *Rhododendron ferrugineum* y con pasto

silicícola alpino. Además, desde hace ya algunos años está equipada con un sistema de sensores y *data-logger* que registran temperaturas en distintas posiciones (dentro del bosque, bajo arbustos, en el pasto, etc.).

Transplantamos 384 plántulas procedentes de vivero, en bloques de 6 y en un total de 64 microparcels. La mitad de ellas se dotaron con *open top chambers* (OTC) del tipo ITEX, que consiguen una elevación de temperatura a nivel del suelo de 1,2-1,8 °C durante el periodo vegetativo (MARION *et al.* 1997). En total, las microparcels corresponden a una combinación factorial de cuatro factores binarios, con cuatro réplicas de cada una. Los factores o tratamientos consistieron en distinta situación respecto al bosque o a los arbustos, o a manipulaciones ambientales, en concreto:

- Posición en el ecotono (bosque denso *vs.* por encima de la *timberline*)
- Disponibilidad de nutrientes (fertilización con NPK: +/-)
- Temperatura (mediante OTC: +/-)
- Posición respecto a *Rhododendron* (bajo la protección/ sin protección)

De 2007 a 2009 tomamos datos a finales de verano de la supervivencia y la fenología de las plántulas (longitud y diámetro de los tallos, longitud de las acículas, número de ramificaciones), así como de la incidencia de daños (herbivorismo, sequía hibernal) de las plántulas. Los datos se han analizado con un modelo lineal mixto, considerando las microparcels y la presencia de arbustos (anidados dentro de las microparcels) como factores aleatorios.

Resultados y discusión

Se dio una alta supervivencia (98%) de las plántulas, pero se observaron daños significativos por sequía hibernal en sus acículas, que fueron casi exclusivos de las situadas en posiciones desprotegidas de *Rhododendron*, y por encima del bosque. Este fenómeno fue muy destacable en 2007, coincidiendo con un episodio de poca innivación en invierno, lo que favoreció la abrasión cuticular y

deseccación hibernal en el ecotono (fig. 9; NINOT *et al.* 2008b). Se observó claramente el efecto facilitador en las plántulas protegidas por *Rhododendron* respecto a este daño abiótico (tabla 2).

Como resultado no previsto, cabe destacar la protección que *Rhododendron* ofreció en 2007 y 2008 a las plántulas situadas dentro del bosque frente a la herbivorismo por parte del urogallo (*Tetrao urogallus*). Así, *Rhododendron* ejerce facilitación frente a daños abióticos y bióticos, lo que puede explicar el buen estado estructural y el éxito observado en las plántulas situadas bajo su protección, tanto dentro del bosque como por encima de la *timberline*. Estos efectos facilitativos pueden tener cierto protagonismo en la densificación de la zona superior del bosque corroborada a escala regional, y en el ascenso de la *timberline* observado localmente (BATLLORI 2008, BATLLORI & GUTIÉRREZ 2008). Cabe mencionar que, aunque el daño por herbivorismo del urogallo tuvo un efecto muy notable en la localidad estudiada, no puede extrapolarse como un regulador de la dinámica supraforestal a escala regional.

El incremento experimental de temperatura ejercido por las *open top chambers* no produjo resultados visibles en los primeros seguimientos. En cambio, se observó un efecto acumulativo de la respuesta, consistente en valores superiores de longitud y diámetro de tallos, sólo al cabo de tres años de crecimiento. La fertilización provocó una reac-

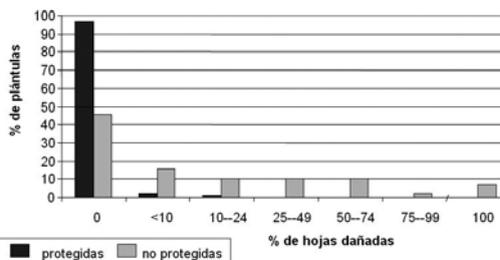


Figura 9. Porcentaje de plántulas con distintas proporciones de hojas muertas por sequía hibernal en el ecotono de la *timberline*, de acuerdo con el efecto protector de *Rhododendron ferrugineum* (n = 96 con protección + 96 sin protección).

Figure 9. Seedling percentage showing different proportions of dead leaves due to winter drought in the timberline ecotone, related to the protective effect of *Rhododendron ferrugineum* (n = 96 sheltered + 96 unsheltered).

Factores	2007	2008	2009
con <i>Rhododendron</i>	↓ daño hibernal (en el bosque) sin daño hibernal (en límite superior) ↓ herbivorismo (en el bosque) ↑ longitud de los tallos	↓ ramificación ↓ herbivorismo (sólo en bosque denso)	↑ longitud de los tallos ↑ longitud de acículas ↓ diámetro
dentro del bosque	↓ herbivorismo (con <i>Rhododendron</i>)	↓ ramificación	↓ longitud de los tallos ↓ longitud de acículas ↓ diámetro
con fertilización (NPK)		↑ ramificación (en límite superior) ↑ crecimiento proporcional de los tallos	↑ diámetro ↓ longitud de acículas
con temperatura (OTC)		↓ ramificación (en límite superior)	↑ longitud de los tallos ↑ diámetro

Tabla 2. Resumen de los efectos estadísticamente significativos en plántulas de *Pinus uncinata* sometidas a los tratamientos indicados. Los controles negativos (sin *Rhododendron*, fuera del bosque, etc.) mostraron resultados opuestos, en caso de que los positivos mostrasen efectos significativos; ↑ indica aumento de la variable indicada y ↓ indica disminución.

Table 2. Summary of the significant effects on the *Pinus uncinata* seedlings under the treatments indicated. The negative control plots (without *Rhododendron*, out of the forest, etc.) gave contrary effects than the treatment plots, when these gave significant responses; ↑ means an increase in the variables, and ↓ means decrease.

ción clara de las plántulas en el segundo año después de su aplicación, y se manifestaron otras respuestas en el último año. Debe mencionarse que, así como el factor temperatura se aplicó todos los veranos, y pudo producir efectos acumulados, el fertilizante sólo se aplicó al inicio del experimento, lo que explicaría que no haya un efecto acumulativo de las respuestas. Por tanto, se observó un efecto significativo de los cambios ambientales inducidos en el desarrollo de las plántulas durante el corto periodo de estudio, tanto por el aumento de temperatura como por la adición de nutrientes.

Las interacciones positivas entre subarbustos y plántulas de *Pinus uncinata* fueron observables en las dos localidades estudiadas a lo largo del ecotono, aunque la facilitación es muy aparente por encima del bosque, por el efecto protector de *Rhododendron* frente al estrés abiótico. Consecuentemente, no se observó un cambio claro en la interacción entre especies (facilitación a competencia o viceversa) a lo largo del ecotono.

CONCLUSIONES

El paisaje subalpino del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici traduce una fuerte heterogeneidad ambiental ligada al relieve

y el fuerte impacto dejado por la explotación silvo-pastoral tradicional. Así, después del abandono progresivo de las prácticas de explotación durante el pasado siglo, la masa forestal ha variado poco tanto en términos globales como a escala local. Las áreas que mostraron cambios son relativamente pequeñas y se hallan bastante dispersas. Entre ellas, dominan las que muestran una dinámica progresiva propiciada por la vecindad de bosques preexistentes, pero se contrarrestan parcialmente por fenómenos regresivos catastróficos. Con todo, la mayor parte del dominio potencial de los bosques subalpinos (descartando roquedos, pedrizas, lagos) se prevé colonizable por el bosque sólo a largo –o muy largo– plazo. La tendencia actual a la reforestación no permite una previsión de aumento regular de la superficie forestal, sino que más bien sugiere un desarrollo de tipo asintótico.

Una buena parte de los bosques de nueva formación muestran diversos aspectos que denotan inmadurez como sistemas forestales (densidad y uniformidad de pies arbóreos, sotobosque mayoritariamente poco específico), incluso teniendo en cuenta periodos de algunas décadas y el nivel de complejidad (estructural, florístico) relativamente bajo de los bosques subalpinos de referencia. Ello refleja la magnitud de las limitaciones

abióticas y bióticas que condicionan la sucesión secundaria en la alta montaña, y mantiene un grado de incertidumbre sobre la culminación de dicho proceso a pequeña y media escala.

Las condiciones climáticas y los cambios de uso del suelo durante el siglo XX han sido favorables para el establecimiento de *Pinus uncinata* en la *timberline* del Parque, especialmente a partir de 1950. Este aumento de la regeneración corresponde a procesos de densificación y no a cambios en altitud de esta frontera. Sin embargo, se detecta una disminución de la regeneración a partir de 1990, que puede estar relacionada con un aumento de la variabilidad climática interanual. Los análisis correlativos realizados todavía no permiten determinar de forma específica qué variables ambientales rigen los procesos de regeneración y mortalidad de *Pinus uncinata* en la *timberline*. Por lo tanto, el monitoreo a medio plazo de estas poblaciones del ecotono, junto con estudios complementarios de ecofisiología, son objetivos claves para precisar esta información y para prever dinámicas futuras de la *timberline* en base a los distintos escenarios climáticos del IPCC.

Las comunidades subarbusivas constituyen un hábitat bastante heterogéneo, que suelen incluir nichos favorables para la germinación de *Pinus uncinata*. Son más adecuadas para la instalación de plántulas las de mayor porte, por ejercer una facilitación mejor frente a factores ambientales. Una vez establecidas, las plántulas responden de forma diversa según la comunidad subarbusiva de acogida. El matorral de *Rhododendron* mejora la respuesta de las plántulas en general, tanto en aspectos biométricos (altura, estructura foliar) como fisiológicos o de protección frente a herbivorismo o daño abiótico. Otras comunidades producen efectos contrapuestos (por ejemplo, plántulas más desprotegidas en matorrales rastreros pero con mayores concentraciones de N en ciertos casos), y los pastos abiertos son el hábitat menos favorable.

Los cambios ambientales y las interacciones entre subarbusivos y plántulas de *Pinus uncinata* son factores reguladores importantes de la dinámica del ecotono «bosque-pastos alpinos» en los Pirineos. Siendo la clase regeneradora una fase relativamente crítica para la dinámica de las poblaciones de *Pinus uncinata*, las variaciones en su respuesta a cambios ambientales son determinantes en el avance forestal. El hecho de que la respuesta de las plántulas sea claramente visible tras un periodo de observación corto sugiere que puede tener efectos multiplicativos, al menos a escala regional. Un avance cualitativo en este campo consistiría en poder relacionar dichos efectos con la variabilidad ambiental del área de estudio, para proyectarlos a escala de paisaje.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido subvencionado por el Organismo Autónomo Parques Nacionales (proyecto 69/2005), y también se ha beneficiado de dos contratos de formación de investigadores de la Generalitat de Cataluña para Oriol Grau y Francesc Montané; y, en su fase final, de una beca predoctoral concedida por la Universidad de Barcelona a Aleix Puente. También hemos podido contar con diversas infraestructuras de investigación de la misma Universidad, y principalmente con su Centre de Recerca d'Alta Muntanya.

Agradecemos al equipo gestor del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici las facilidades dadas para la realización de las tareas de campo, y el interés mostrado por nuestro trabajo.

A lo largo de las distintas tareas del proyecto hemos contado con la desinteresada ayuda de diversos colaboradores, tanto en las tareas de campo (principalmente los alumnos Maria Marmí, Guillem Bagaria e Irene Teixidor) y de tratamiento de muestras (Virginia Melendres, Estela Illa) como en distintas fases de la elaboración de datos para este artículo (Albert Ferré).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALFTINE, K. J., MALANSON, G.P. & FAGRE, D.B. 2003. Feedback-driven response to multidecadal climatic variability at an alpine treeline. *Phys. Geogr.* 24:520–535.
- AMÁZTEGUI, A., BROTONS, L. & COLL, L. 2010. Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecol. Biogeogr.* 19 (5): 632-641.
- BATLLORI, E. 2008. Avaluació regional de la dinàmica recent de l'ecotò bosc subalpí-prats alpins als Pirineus. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona.
- BATLLORI, E., BLANCO-MORENO, J.M., NINOT, J.M., GUTIÉRREZ, E. & CARRILLO, E. 2009a. Vegetation patterns at the alpine treeline ecotone: the influence of tree cover on abrupt change in species composition of alpine communities. *J. Veg. Sci.* 20: 814-825.
- BATLLORI, E., CAMARERO, J.J., NINOT, J.M. & GUTIÉRREZ, E. 2009b. Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones: implications and potential responses to climatic warming. *Global Ecol. Biogeogr.* 18: 460-472.
- BATLLORI, E. & GUTIÉRREZ, E. 2008. Regional treeline dynamics in response to global change in the Pyrenees. *J. Ecol.* 96: 1275-1288.
- BIONDI, F. & WAIKUL, K. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers and Geosciences* 30: 303-311.
- BOSCH, O. & GUTIÉRREZ, E. 1999. La sucesión en los bosques de *Pinus uncinata* del Pirineo. De los anillos de crecimiento a la historia del bosque. *Ecología* 13: 133-171.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1948. La végétation alpine des Pyrénées Orientales. *Mon. Est. Est. Pir. e Inst. Esp. Edaf. Ecol. Fisiol. Veg.* 9: 1-306.
- CAMARERO, J.J. & GUTIÉRREZ, E. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63: 181-200.
- CAMARERO, J.J., GUTIÉRREZ, E. & FORTIN, M.-J. 2000. Boundary detection in altitudinal treeline ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 32: 117-126.
- CARRERAS, J., CARRILLO, E., MASALLES, R.M., NINOT, J.M., SORIANO, I. & VIGO, J. 1996a. Delimitation of the supra-forest zone in the Catalan Pyrenees. *Bull. Soc. linn. Provence* 47: 27-36.
- CARRERAS, J., CARRILLO, E. & NINOT, J.M. 1996b. Las comunidades con *Salix pyrenaica* en el valle de Arán. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 504-511.
- CARRILLO, E., CASAS, C., MARMÍ, M., BAGARIA, G., PUENTE, A. & NINOT, J.M. 2010. Reforestació de l'estatge subalpí per boscos de *Pinus uncinata*: diversitat i estructura. En: *VIII Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici*, PP. 67-76. Lleida.
- CARRILLO, E. & NINOT, J.M. 1992. Flora i vegetació de les valls d'Espot i de Boí. *Arx. Secc. Ci., IEC* 99(1): 1-474; (2): 1-350.
- CARRILLO, E. & NINOT, J.M. 1998. Mapa de vegetació de Catalunya 1:50.000, Esterrí d'Àneu 181 (33-9). IEC & ICC. Barcelona.
- CORNELISSEN, J.H.C., LAVOREL, S., GARNIER, E., et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51: 335-380.
- DE LUCA, T.H. & ZACKRISSON, O. 2007. Enhanced soil fertility under *Juniperus communis* in arctic ecosystems. *Plant Soil* 294: 147-155.
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T. & GRABHERR, G. 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *J. Ecol.* 92: 241-252.
- FROMARD, F. 1984. Biologie du raisin d'ours *Arctostaphylos uva-ursi*. *Acta Biol. Mont.* 4: 149-156.
- GARCÍA-RUIZ, J.M., LASANTA, T., RUIZ-FLANO, P., ORTIGOSA, L., WHITE, S., GONZÁLEZ, C. & MARTÍ, C. 1996. Land-use changes and sustainable development in mountain areas: a case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecol.* 11(5): 267-277.
- GRABHERR, G. 2003. Overview: Alpine vegetation dynamics and climate change – a synthesis of long-term studies and observations. En: NAGY, L. et al. (eds.) *Alpine Biodiversity in Europe*, pp. 399-409. Springer. Berlin.

- GUISAN, A., HOLTEN, J.I., SPICHIGER, R. & TESSIER, L. (eds.) 1995. Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. Genève.
- HANDLEY, L.L. & SCRIMGEOUR, C.M. 1997. Terrestrial plant ecology and ^{15}N natural abundance: the present limits to interpretation of uncultivated systems with original data from a Scottish old field. *Adv. Ecol. Res.* 27: 133-212.
- HETT, J.M. & LOUCKS, O.L. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *J. Ecol.* 64: 1029-1044.
- HOBBIE, S.E. 2007. Arctic Ecology. En: PUGNAIRE, F.I. & VALLADARES, F. (eds.) *Handbook of Functional Plant Ecology*, second Edition, pp. 369-387. CRC Press. Boca Ratón, US.
- HOLTMEIER, F.-K. & BROLL, G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 395-410.
- HUMPHRIES, H., BOURGERON, P. & MUJICA-CRAPANZANO, L. 2008. Tree spatial patterns and environmental relationships in the forest-alpine tundra ecotone at Niwot Ridge, Colorado, USA. *Ecol. Res.* 23: 589-605.
- ILLA, E., CARRILLO, E., & NINOT, J.M. 2006. Patterns of plant traits in Pyrenean alpine vegetation. *Flora* 201: 528-546.
- KÖRNER, C., 2003. Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer. Berlin.
- LASANTA, T. & VICENTE-SERRANO, M. 2007. Cambios en la cubierta vegetal en el Pirineo aragonés en los últimos 50 años. *Pirineos* 162: 125-154.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- MARION, G.M., HENRY, G.H.R., FRECKMAN, D.W., *et al.* 1997. Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biol.* 3: 20-32.
- MONJE, X., 2003. Estudio mediante sistemas de información geográfica (GIS) de la evolución de la vegetación natural en Cataluña. Aproximación al caso del valle del Freser durante el periodo 1956-2000. *Acta Bot. Barc.* 49: 421-438.
- MONTANÉ, F., P.CASALS, P., TAULL, M., LAMBERT, B. & DALE, M.R.T. 2009. Spatial patterns of shrub cover after different fire disturbances in the Pyrenees. *Ann. For. Sci.* 66: 612(1-8).
- MONTANÉ, F., ROVIRA, P. & CASALS, P. 2007. Shrub encroachment into mesic mountain grasslands in the Iberian peninsula: Effects of plant quality and temperature on soil C and N stocks. *Global Biogeochem. Cy.* 21: GB4016(1-10).
- NINOT, J.M., BATLLORI, E., CARRILLO, E., CARRERAS, J., FERRÉ, A. & GUTIÉRREZ, E. 2008a. Timberline structure and limited tree recruitment in the Catalan Pyrenees. *Plant Ecol. Divers.* 1: 47-57.
- NINOT, J.M. & FERRÉ, A. 2008. Plant diversity across five vegetation belts in the Pyrenees (Catalonia, Spain). *Collect. Bot. (Barcelona)*, 27: 65-74.
- NINOT, J.M., GRAU, O., BATLLORI, E., CAMARERO, J.J. & CARRILLO, E. 2008b. Winter drought impairs pine regeneration at the Pyrenean treeline. En: SÁNCHEZ, J.M. (ed.) *Droughts: Causes, Effects and Predictions*, pp. 11-18. Nova Science Publishers, Inc. Nueva York.
- PAULSEN J., WEBER, U.M. & KÖRNER, C.H. 2000. Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude? *Arct. Antarct. Alp. Res.* 32(1): 14-20.
- PIQUÉ, J. & GRÀCIA, M., 2002. Paisaje forestal. En: *Parque Nacional de Aiguestortes i estany de Sant Maurici*, pp. 153-164. Canseco Editores. Talavera de la Reina.
- ROBINSON, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. *Trends Ecol. Evol.* 16: 153-162.
- SHEPPARD P.R., CASALS P., & GUTIÉRREZ, E. 2001. Relationships between ring-width variation and soil nutrient availability at the tree scale. *Tree-Ring Res* 57(1): 105-113.
- SMITH, W.K., GERMINO, M.J., HANCOCK, T.E., & JOHNSON, D.M. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree Physiol.* 23: 1101-1112.
- STOKES, M.A. & SMILEY, T.L. 1986. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press. Chicago.
- WIEGAND, T. & MOLONEY, K.A. 2004. Ring, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.