Reflexiones sobre el paisaje vegetal en la montaña aragonesa

Eustaquio Gil Pelegrín
Unidad de Recursos Forestales
(Servicio de Investigación Agroalimentaria)
Diputación General de Aragón

Prefacio

Uno de los hechos que más resaltan al analizar la vegetación de los sistemas montañosos es la elevada diversidad de paisajes que parecen convivir en extensiones territoriales limitadas, contrastando con la monotonía fisonómica de las zonas llanas. Sólo la montaña, con su marcado relieve, es capaz de aproximar hasta extremos insospechados plantas propias de regiones árticoalpinas con elementos vegetales evolucionados a partir de primitivas floras tropicales. Unicamente bajo condiciones tan cambiantes pueden alternarse formas de vegetación propias de regiones mediterráneas con otras que ocupan cinturones latitudinales cercanos al círculo polar. Tal diversidad no es azarosa, sino consecuencia de la expresión de gradientes físicos que provocan fuertes cambios en el valor de determinadas variables a lo largo de unas decenas de metros. Esta circunstancia, quizá la que mejor define el espíritu de las grandes cordilleras, es capaz de generar un mosaico de formas de vida casi tan complejo como el que cubre la superficie de todo un hemisferio.

Analizar el efecto de estos factores es objetivo de disciplinas tales como la geografía física, la geobotánica y la ecología. Como consecuencia del desarrollo de estas ciencias, estamos en disposición de conocer relativamente bien el papel de los condicionantes físicos sobre la fisonomía y fisiología de los distintos paisajes que se desarrollan en nuestras montañas. Para que el aficionado a la observación reflexiva de la naturaleza alcance a establecer relaciones por sí mismo, atreviéndose a dar una explicación funcional al paisaje que contempla, deberá tener en cuenta algunas consideraciones básicas.

El cambio en el ambiente físico con la altitud

Resulta obvio que el paulatino incremento en la elevación es el factor responsable de las alteraciones en la composición de las comunidades vegetales impuestas en una región determinada por la presencia de una cordillera o sierra de cierta magnitud. Esta influencia se establece fundamentalmente por la reacción de las plantas al cambio en los valores de la temperatura, precipitación y presión atmosférica impuestos por el gradiente altitudinal.

Pocas variables responden de modo tan predecible a cambios en la altitud como la temperatura. En principio, ésta desciende de un modo lineal a razón de 6,4 ° C cada 1000 metros de desnivel, hasta alcanzar el límite de la troposfera con la estratosfera, situado a unos 10.500 metros sobre el nivel del mar. Este gradiente será más constante en áreas de gran estabilidad climática. En montañas próximas al Ecuador se ha llegado incluso a utilizar el valor de la temperatura del suelo como excelente predictor de la elevación de cada punto con respecto al nivel del mar. En cordilleras situadas en bandas latitudinales más altas –como puede ser el caso de Aragón– este gradiente sufre variaciones estacionales que lo alejan numéricamente de la razón propuesta para el conjunto de la troposfera.

Al ser la temperatura uno de los principales factores que regulan y/o limitan el desarrollo de la vegetación, este cambio en sus valores a medida que ascendemos por la ladera de una montaña condicionará ecológicamente el aspecto del tapiz verde que la cubra. El efecto del ambiente térmico en cada nivel altitudinal se expresará sobre el paisaje de tres diferentes modos:

1. Las temperaturas máximas diarias durante los meses cálidos serán menores en posiciones más elevadas. Esta circunstancia afecta al funcionamiento de las plantas, ya que el crecimiento de los vegetales es un proceso fuertemente modificado por el ambiente térmico. Así, especies botánicas propias de zonas cálidas sufren una merma en su capacidad de acumular biomasa en ambientes fríos y viceversa. Un ejemplo muy ilustrativo de esto último lo constituye el caso de *Populus trichocarpa*, árbol nativo de las montañas norteamericanas y que ha sido empleado como material genético para la producción de clo-

nes de chopo de alto rendimiento. Esta especie, que prospera bien en Centroeuropa, es incapaz de crecer con toda su potencialidad cuando es cultivada en las zonas más bajas de nuestro territorio, a pesar de ser bien abastecida de agua. Las altas temperaturas estivales, a través de su efecto sobre los consumos por respiración del árbol, parecen ser la causa de estos bajos rendimientos productivos.

Del mismo modo, aunque con signo contrario, se verá reflejado el efecto de las mínimas invernales. En este caso, quizá más evidente que el anterior, el umbral de congelación de las distintas estructuras de la planta determinará su capacidad para alcanzar diferentes bandas altitudinales.

2. Condiciona la longitud del periodo vegetativo, intervalo de tiempo útil para la actividad metabólica de las plantas. La duración de este periodo viene determinada por el número de días a lo largo de los cuáles la temperatura media iguala o sobrepasa los siete grados centígrados, aproximación que, a pesar de su aparente simpleza, ha permitido definir con notable precisión dominios climáticos de base botánica.

   Aunque este factor pueda parecer redundante con el efecto de las máximas estivales antes señalado, su mecanismo de acción sobre la fisiología del paisaje es muy distinta, ya que la longitud del periodo vegetativo –expresada en días– limita la duración del verano *metabólico* a lo largo del cual las plantas pueden desarrollar su actividad productiva. La temperatura en los meses cálidos expresada en grados centígrados –determina, sin embargo, la máxima capacidad de crecimiento del vegetal en un momento concreto, a través del balance entre la actividad de fijación de carbono y las pérdidas por consumo de la biomasa asimilada.

3. Afecta a la economía hídrica del territorio, por la relación inversa que existe entre la temperatura y la humedad relativa del aire. El parámetro que nos establece esta relación es el valor de la *evapotranspiración*, o estima de la demanda de agua por parte de la atmósfera en cada momento. Una alta demanda evaporativa provoca un rápido consumo del agua retenida en el suelo, incluso si la vegetación que cubre el territorio está capacitada para establecer mecanismos que le permitan ahorrar tal recurso.

Por otro lado, el gradiente de temperaturas que se establece al incrementarse la altitud tiene una repercusión clara sobre otro parámetro climático de importancia básica: la pluviometría. Al forzarse el ascenso de las masas de aire que se encuentran en su recorrido con una cordillera o sierra de suficiente elevación se provoca la precipitación del agua que transportan, estableciéndose así un efecto directo sobre la cantidad de este recurso que alcanza cada banda altitudinal. La lluvia así provocada recibe el nombre de *precipitación orográfica*.

La elevación acerca a nuestras latitudes bosques caducifolios típicos de Centroeuropa. Hayedo en la umbría del Valle de Ordesa.

No obstante, este efecto puede ser limitado en el espacio y no afectar a todo el perfil de la ladera. En efecto, por encima de un determinado nivel altitudinal, el ambiente puede volverse seco de nuevo. La precipitación a lo largo de la ladera y el descenso en la capacidad de retención de agua por parte de un aire demasiado frío hacen que la atmósfera sea incapaz de contener mucha humedad, y por tanto de cederla al paisaje con la "generosidad" mostrada en cotas inferiores. En montañas de gran elevación esta última circunstancia puede ser espectacular, sustituyendo en altura a bosques frondosos un desierto frío, como sucede en el Teide por encima de la sombra de las nubes que se forman por la condensación de la humedad que arrastran los vientos alisios a su paso por el Atlántico.

El enfriamiento del aire con la altitud, a través de sus diferentes efectos –modificación del ambiente térmico para el desarrollo de los vegetales, determinación de la longitud del periodo vegetativo, alteración del balance hídrico –convierten a los territorios elevados en *islas* de clima distinto al característico de la región en la que se encuadran. Son capaces de provocar, por lo tanto, la aparición de formas vegetales ajenas a las comunes en sus alrededores. Si la dimensión vertical de la montaña alcanza valores importantes –en nuestras latitudes entre los 2.500 y 3.000 metros sobre el nivel del mar– aparecerán bandas paralelas definidas por paisajes de fisonomía muy distinta. Estos paisajes se asemejan notablemente a los cinturones de vegetación que se suceden a lo largo de los meridianos desde nuestras latitudes hasta el círculo polar: *bosques esclerófilos mediterráneos, bosques caducifolios templado-húmedos, taiga boreal de coníferas y tundra ártica.*

En nuestro territorio, de hecho, las masas típicamente mediterráneas o submediterráneas –carrascales, quejigales, marojales– que cubrirían hipotéticamente las faldas de nuestras cordilleras por debajo de los 1.000 metros darían paso, en condiciones de umbría, a bosques típicamente centroeuropeos (hayedos, hayedo-abetales, robledales). Por encima de esta banda de caducifolios y comenzando a una altitud media de 1.700 metros, es común encontrar un cinturón fisonómicamente similar a la taiga del norte, formado por masas casi puras de coníferas perennifolias. En el Pirineo, este piso latitudinal lo cubren pinares de pino negro *(Pinus uncinata);* en el Moncayo es una banda de pino silvestre *(Pinus sylvestris)* la que culmina el paisaje forestal en altura, por encima de los bosques caducifolios de media ladera. Sobre las últimas formaciones arbóreas, que en el Pirineo rara vez sobrepasan los 2.200 metros sobre el nivel del mar, se desarrolla un pasto de altitud, paisaje constituido por distintas comunidades vegetales dominadas fundamentalmente por plantas herbáceas de parecido aspecto al presentado por la *tundra ártica*..

Sin embargo, la montaña participa de algunas peculiaridades ecológicas, las cuales hacen de la comparación *altitud –latitud* una realidad tan sólo parcial. La aparente semejanza entre el pasto de altitud y la *tundra ártica* no significa que sean comunes las circunstancias físicas que promueven su desarrollo. De hecho, tan sólo la equivalencia en los registros térmicos, con mínimas absolutas extremadamente bajas, podrían justificar esta equivalencia. El resto de los factores que afectan

a la vida, especialmente la vegetal, se expresan de un modo diferente a gran altitud, haciendo de la alta montaña un universo singular.

En primer lugar, las regiones circumpolares están sometidas a un régimen de luz muy especial, con seis meses de casi completa oscuridad que coinciden con el invierno. Las montañas responden a ritmos diarios de insolación, al igual que las zonas llanas que las rodean. Esto hace que existan momentos muy fríos en el año con tasas de radiación elevadas. Esta combinación de frío y luz, con efectos muy desfavorables para las plantas, sólo ocurre en áreas de marcado relieve.

Por otro lado, no sólo la temperatura establece una relación gradual con la elevación. También lo hace la presión atmosférica, parámetro que desciende 1/30 de su valor inicial cada 275 metros de desnivel. El aficionado a la montaña conoce este hecho, fundamento físico del familiar *altímetro*, pero quizá desconozca los efectos tan importantes que tal circunstancia tiene sobre la definición del ambiente físico de las cotas más altas de nuestras cordilleras.

Un descenso en la presión atmosférica total repercute en una bajada en la concentración de aquellos gases que la forman. Así, la disponibilidad de oxígeno disminuye progresivamente, llegando a exigir el empleo de un suministro artificial del mismo cuando se emprende el ascenso a una montaña de gran magnitud. Por otro lado, también desciende la concentración de dióxido de carbono, gas que sirve de sustrato a las plantas para la producción de nueva biomasa mediante el proceso fotosintético. Este proceso requiere un mínimo contenido relativo de este compuesto para poder realizarse, por lo que debe existir una altitud por encima de la cual no sea viable esta forma de garantizarse la existencia.

Ambas limitaciones –la falta de oxígeno y de dióxido de carbono– sólo afectan drásticamente a la vida vegetal por encima de cotas que no se presentan en nuestras cordilleras. No obstante, sí lo hacen en macizos montañosos de mayor envergadura, definiendo un nivel por encima del cuál la vida vegetal y animal –no puede establecerse por razones que afectan directamente al metabolismo. Esto indica que la alta montaña está en el límite de lo que conocemos como *biosfera*, o porción del planeta en la que se asiente y prospera la vida. El lector puede pensar que tanto ocurre en las regiones polares más extremas, viajando con su imaginación a los valles interiores de la Antártida. Sin embargo, y a pesar de lo extremo de las condiciones de temperatura durante el invierno, en estos valles sí hay actividad fotosintética reconocida: la realizada por líquenes que tapizan algunas rocas allí presentes.

No es necesario apelar a estos extremos para reconocer en el gradiente de presión un efecto claro sobre el ambiente físico de la montaña en cotas más aproximadas a las alcanzadas por nuestras cimas. Al descender la concentración de los distintos gases que forman la atmósfera aumenta la "claridad" de la misma, repercutiendo este hecho en la cantidad de radiación recibida por el suelo, las rocas y las plantas. De hecho, los ambientes de alta montaña son probablemente las zonas continentales más luminosas del planeta, mientras que las regiones polares constituyen un ejemplo extremo de lo contrario. Este hecho tiene distintos efectos sobre la vida vegetal:

1. La capacidad de las plantas para fijar dióxido de carbono a través de la fotosíntesis depende de la cantidad de radiación recibida por las hojas. Esta radiación debe ser de determinada calidad, por cuanto no todas las frecuencias a las que emite el sol excitan los receptores de la planta. Esta fracción del espectro solar útil para el vegetal, en términos de su capacidad de fijación de carbono, se denomina *radiación fotosintéticamente activa*. Coincide prácticamente con lo que los humanos consideramos "luz", ya que está encuadrada mayoritariamente dentro del intervalo de frecuencias que capta nuestra retina. Cuando la cantidad de radiación fotosintéticamente activa es muy elevada, los centros ocupados de captarla –llamados técnicamente fotosistemas– se "saturan". Esto hace que no respondan mejor que como lo harían a intensidades más bajas. Pero, y en segunda lugar, esta saturación, de prolongarse, puede dañar a los citados fotosistemas. La exposición continuada por encima del umbral máximo de respuesta tiene pues un efecto negativo sobre la capacidad de crecer del vegetal.
Tal circunstancia se agudiza en invierno, con la planta sometida a muy bajas temperaturas. A lo largo de esta estación, y como ya se sugirió anteriormente, la combinación de mucha luz y frío es fatal para aquellas especies de hábito perennifolio. Tal evidencia es fácil de observar en las cumbres de Javalambre (Teruel), con un paisaje cacuminal dominado por ejemplares de sabina rastrera *(Juniperus sabina)*. Cuando la nieve que las cubre es removida por el viento durante el invierno desaparece el único filtro protector que puede evitar esta fuerte exposición al sol. Las sabinas adquieren una coloración bronceada, consecuencia del deterioro de sus hojas por el efecto antes descrito. Tendrán que esperar a la primavera para recuperar su verdor bajo condiciones menos estresantes.

2. La alta insolación recibida provoca extremos térmicos muy notables en los paisajes de la alta montaña. Al ser absorbida por las plantas, eleva la temperatura de sus ramas y hojas muy por encima de las del aire que las rodea. En ocasiones han sido registrados en hojas de especies alpinas valores de este parámetro que rebasaban los máximos soportables por las estructuras celulares del vegetal. Sin embargo, el hecho de calentarse por encima del aire tiene una consecuencia más frecuente en nuestras montañas: el aumento de las pérdidas de agua experimentadas por el vegetal a través de la transpiración. Este efecto es crítico en los momentos en que la baja temperatura del suelo limita la capacidad de captar agua por las raíces, ya que puede conducir a la planta a límites de hidratación letales.
3. La radiación recibida en la alta montaña no sólo cambia en su intensidad total. También se ve afectado el espec-

tro de frecuencias respecto de lo habitual al nivel del mar. Tal problema es consecuencia del incremento en radiación de onda corta (especialmente ultravioleta) en cotas muy elevadas. La radiación ultravioleta induce daños a los seres vivos que pueden ser limitantes sin una capacidad adecuada para evitarlos o tolerarlos.

La respuesta de la vegetación. Paisajes y fronteras

Conociendo los efectos sobre las condiciones ambientales que induce la altitud a través de la expresión del gradiente térmico y barométrico, trataremos de comprender cómo responde la vegetación a tales cambios. La sucesión de paisajes en nuestras montañas que con anterioridad se ha expuesto encuentra su explicación en la progresiva alteración del clima a medida que ganamos altura. Más que atender a la descripción de cada forma de paisaje, trataremos de comprender las fronteras ecológicas que entre ellas se establecen a partir de las causas que parecen justificarlas.

Del encinar al quejigar y melojar.

El paso de las masas dominadas por la encina o carrasca *(Quercus ilex),* de hábito perennifolio, a los bosques de quejigos *(Quercus faginea s.l.)* y melojos *(Quercus pyrenaica)* señala un cambio importante en la ecología de los árboles de filiación mediterránea, que se expresa fundamentalmente a través de sus ritmos anuales de funcionamiento. La carrasca, como bien se conoce, es un vegetal de hábito *perennifolio.* Sus hojas permanecen en las ramas a lo largo de casi tres años, cayendo las más viejas durante el verano, tras devolver buena parte de los nutrientes que contenían. ¿Qué explicación se da a esta retención prolongada del follaje? El clima mediterráneo continental predominante en las áreas de baja altitud de nuestro territorio, se caracteriza por la existencia de un doble periodo desfavorable para el crecimiento de los vegetales: el verano, por excesivamente seco y el invierno, por demasiado frío. Ante tal circunstancia, sólo los momentos equinocciales parecen crear condiciones adecuadas para la actividad vegetativa, cuando las temperaturas son suaves y la probabilidad de lluvia es mayor. En este escenario climático puede ser útil mantener continuamente el follaje, en espera de que pueda rendir cuando las condiciones mejoran. Tengamos presente que en un ambiente tan limitante, la existencia de unas semanas de temperaturas suaves en el invierno puede ser crítico en el balance de carbono del vegetal, al ser utilizado el producto de esta actividad para sobrevivir durante periodos posteriores de *estrés.*

Por el contrario, el quejigo y el melojo acumulan la actividad fotosintética durante los meses estivales. Estos árboles, aunque sigan teniendo una clara filiación mediterránea, presentan un hábito de vida más próximo a sus congéneres de climas templado-húmedos. En efecto, producen un nuevo follaje cada primavera, que pierde su funcionalidad al llegar los fríos otoñales. La única peculiaridad que presentan al ser comparados con robles, hayas o tilos es que mantienen parte de las hojas unidas a las ramas aun estando éstas totalmente marchitas. Por tal razón este esquema fenológico recibe el nombre de *marcescencia.* La génesis y pérdida de hojas según ritmos estacionales marcados señala que invierten todo su esfuerzo vegetativo en unos meses concretos, renunciando al invierno como periodo útil. Tal circunstancia sólo se justifica por la mejoría en las condiciones climáticas, resumidas en una temperatura media inferior y una precipitación más abundante. Ambas circunstancias, como ya se ha señalado anteriormente, son esperables en altitudes superiores a las que ocuparía el carrascal.

El tránsito a la vegetación caducifolia templado-húmeda.

Aunque en términos funcionales los quejigos y melojos ya pueden ser considerados como árboles caducifolios, la mejoría de las condiciones de vida a media ladera –con veranos más frescos y húmedos– fuerza su sustitución por especies de hoja caduca estrictamente hablando, propias de Centroeuropa. Estas especies, representadas en Aragón fundamentalmente por el haya *(Fagus sylvatica)* y excepcionalmente el roble *(Quercus petraea ,)* ya no pueden considerarse vinculadas al clima mediterráneo. ¿Qué justifica su presencia por encima del nivel de vegetación *marcescente* anteriormente señalado?

Los veranos de las faldas de nuestras montañas, hasta altitudes próximas a los 1.000 metros, ya no son tan áridos en términos medios como los que promueven la existencia del carrascal. Sin embargo, lo que tiene gran importancia ecológica, si pueden serlo excepcionalmente en episodios de sequía general. En años especialmente secos, las condiciones durante los momentos más duros de la estación cálida exigen mantener condiciones fisiológicas capaces de tolerar extremos.

Por encima de lo 1.000 metros, la combinación de temperatura y humedad genera veranos sin periodo alguno de estrés, incluso durante episodios climáticos de especial dureza. En estas condiciones, con periodos vegetativos de seis meses y teniendo asegurado el suministro de agua, los árboles no se "preocupan" de establecer sistemas de resistencia al estrés. Son plantas que parecen volcar todos sus esfuerzos a crece más rápido que las demás, con objeto de ocupar antes el espacio. La *competencia,* mecanismo por el cuál los seres vivos son capaces de desplazar a sus próximos al agotar los recursos básicos para la vida, y no la dureza del clima marca las leyes que dirigen la estructura y composición de las comunidades vegetales en esta banda altitudinal. Las especies arbóreas de crecimiento más lento desaparecen, a pesar de la bonanza climática, ya que no pueden superar la "ferocidad" competitiva de sus homólogos centroeuropeos.

Hacia los pinares de altura.

Concentrar el esfuerzo vegetativo en un momento del año reporta ventajas en climas de inviernos fríos, cuando las bajas temperaturas del suelo impiden captar el agua por las raíces en una situación de auténtica sequía fisiológica. Sobrepasar este periodo de estrés hídrico con todo el follaje conlleva el riesgo de morir por deshidratación. Sin embargo, implica confiar en que el verano sea lo suficientemente largo para permitir una actividad vegetativa prolongada. sólo así se asegura un rendimiento productivo capaz de compensar la inversión en nuevas hojas y permitir el crecimiento neto del árbol.

¿Qué ocurre cuando la expresión del gradiente de temperatura hace del verano en cotas elevadas demasiado corto? Si, como ocurre por encima de los 1.700 metros de media en el Pirineo, el periodo vegetativo se acorta los vegetales caducifolios de gran talla pueden ver comprometida su capacidad para completar el ciclo anual de producción. Como se señalaba con anterioridad para el caso de la carrasca, conservar las hojas a lo largo de periodos supraanuales permite estar preparado para comenzar la fijación de carbono tan pronto concurran circunstancias climáticas favorables en la primavera. El

follaje producido en años anteriores genera un rendimiento positivo mientras se está construyendo el de la presenta estación. La posibilidad de distribuir el esfuerzo fotosintético a lo largo de las distintas *cohortes* de hojas promueve la presencia de *coníferas perennifolios* en cotas elevadas de las montañas de nuestro hemisferio.

Este piso que dominan las coníferas –comparado tradicionalmente con la taiga boreal– suele recibir el nombre de *subalpino* en la terminología geobotánica. En el Pirineo, donde alcanza gran extensión sobre la banda altitudinal cubierta por hayedos, es ocupado por el pino negro *(Pinus uncinata)*, especie típicamente vinculada a la alta montaña en el continente europeo. En otras cordilleras de la Península Ibérica este piso es menos aparente. Sin embargo, también aquí suele ser un cinturón forestal de coníferas –normalmente *Pinus sylvestris*– la última representación del bosque en la ladera.

El mantenimiento de las hojas durante un invierno extremadamente frío, aunque constituya una ventaja para el ritmo vegetativo del vegetal, implica resistir temperaturas críticamente bajas y sequías fisiológicas muy prolongadas. El follaje de las coníferas que forman este piso están preparadas para resistir ambas circunstancias. Estudios fisiológicos han puesto en evidencia que toleran mínimas de 40 grados bajo cero y que tienen una extraordinaria resistencia a la pérdida de agua por transpiración a través de su casi impermeable epidermis.

La acción de factores locales modifica en ocasiones el esquema de la vegetación. En la imagen, bajas junto a encinas en las laderas del Cañon de Añisclo.

El límite superior del bosque.

De todas las fronteras ecológicas que la naturaleza genera en la montaña, quizá sea la transición entre los bosques de media ladera y los ecosistemas ralos de altitud la que alcanza más notoriedad en el paisaje. Implica, por encima de un cambio en la composición de las comunidades, la expresión implícita de la existencia de un freno ecológico para el desarrollo del bosque como estructura en la organización del espacio natural y de los árboles como estrategia de funcionamiento dentro del mundo vegetal. La espectacularidad de esta transición ha provocado una gran suma de estudios dirigidos a determinarlas causas que la promueven, a pesar de lo cuál aún no se dispone de un modelo que explique un hecho tan espectacular como habitual en todos los sistemas montañosos del mundo de modo universal.

Una de las razones de esta falta de consenso sobre la etiología del límite superior del bosque puede encontrarse en las peculiaridades geoecológicas de cada sistema montañoso, ya que algunas de las explicaciones sugeridas como universales se han manifestado como válidas tan sólo en situaciones concretas. Recurriendo de nuevo al ejemplo de montaña que nos aporta el Teide (Islas Canarias), la existencia en sus laderas de un contacto neto entre las masas de pinar y los desiertos secos que se desarrollan por encima ha sido interpretada como la limitación a la supervivencia de las plántulas de *Pinus canariensis* por encima del abrigo del dosel forestal. Los individuos de corta edad no serían capaces, según la idea comúnmente sostenida, de sobrevivir a las altas tasas de insolación recibidas fuera de la sombra de los adultos. No obstante, esta gran montaña es peculiar en muchos aspectos, y parece ser que el funcionamiento en altitud de sus masas forestales es una excepción. Esta relación *causa-efecto* tan evidente no es aplicable a otras cordilleras del hemisferio norte.

¿Podría esto significar que no existen modelos generales que expliquen este límite en más de una montaña, constituyendo cada una de ellas un caso particular? Aunque éste sería un extremo argumental posible, ciertas evidencias señalan que determinadas cordilleras participan de características comunes, lo que permitiría analizarlas bajo el mismo prisma funcional. En efecto, y si aceptamos como señal de un funcionamiento semejante la huella de una estructura parecida, podemos reunir en un mismo grupo las cordilleras de tipo "alpino" que se extienden por latitudes medias de la porción septentrional del globo. Entre tales macizos con aspectos ecológicos en común incluiríamos como ejemplos, las *Rocosas* y los *Apalaches* de Norteamérica, los *Montes Urales* en la frontera de Europa y Asia o *los Alpes (s.s.)*, los *Cárpatos* y los *Pirineos* en el viejo continente.

En todos estos sistemas orográficos el límite del bosque pone en contacto paisajes semejantes en composición y aspecto. Las últimas masas forestales están formadas por especies orófilas de los géneros *Pinus, Abies, Picea y Larix*. En el caso pirenaico, esta conífera, como ya se ha señalado anteriormente, es el pino negro *(Pinus uncinata)*. La característica más significativa de este tipo de límite es la presencia de una banda, más o menos amplia, que conecta los dos ecosistemas en contacto: bosque y pasto alpino. Este banda, denominada a veces "zona de tensión", se forma por la apertura de la masa forestal según subfronteras de gran importancia ecológica:

- –Un límite superior para el desarrollo del bosque como tal estructura de organización de las comunidades vegetales. Esta transición se detecta por el paso de rodales cerrados a masas muy aclaradas, sin contacto entre copas. También es significativo el cambio en el aspecto de los árboles, que pasan de presentar un fuste limpio, por la *autopoda* que promueve la falta de luz en el interior del dosel, a adquirir un porte "cupresoide" con ramas hasta la base del tronco.
- –Un límite superior para el árbol, por encima del cual los ejemplares de la especie involucrada presentan un aspecto tortuoso, deformado, que en nada se parece al característico en condiciones de vida más adecuadas.
- –Un límite superior para la especie, marcando la máxima cota en que estos ejemplares tan torturados, más parecidos a enebros o sabinas rastreras que a auténticos pinos, dejan de aparecer. Es, por lo tanto, la representación última de la conífera subalpina.

La anchura de esta banda de tensión –entre el límite del bosque (s.s.) y el límite de la especie– es variable. En ocasiones la transición es tan neta que parece no producirse. En otros casos, como por ejemplo puede observarse en las faldas del monte Neouville (Pirineo francés), las subfronteras pueden estar separadas por centenares de metros, desapareciendo el bosque como tal a 1.900-2.000 metros pero detectándose

ejemplares rastreros de pino negro por encima de los 2.500.

¿Cómo han sido interpretados estos límites en las montañas de corte "alpino", entre las que situaríamos a los Pirineos? Tradicionalmente se ha asumido una fuerte coincidencia entre la posición de la isoterma de los 10° C en el mes más cálido del año y la posición de la frontera bosque-pasto en este tipo de montañas, lo que nos habla de un efecto claro de la temperatura sobre la expresión de esta frontera. Se acepta de un modo general que la posible limitación térmica al desarrollo del bosque (s.s.) obedece a la necesidad de distanciar las copas de los árboles para que parte de la radiación solar alcance el suelo, calentándolo. Sólo así podrían alcanzarse temperaturas que posibiliten la actividad vegetativa de las raíces en fechas relativamente tempranas de la estación de crecimiento.

Por encima de esta primera subfrontera y hasta que se alcanza el límite superior para la presencia de la conífera en altitud, la posible relación entre temperatura y respuesta de los árboles como individuo se diluye notablemente, haciendo que distintas escuelas expliquen de diferente modo la existencia de los últimos ejemplares en la ladera. Algunos autores señalan que por encima del límite del bosque el verano es demasiado corto y frío, lo que impide que las hojas de la conífera subalpina adquiera un estado de madurez fisiológica adecuado. Esto redunda en unas epidermis poco preparadas para soportar la pérdida de agua durante el invierno. Sólo las partes del ejemplar tapadas por la nieve sobrevivirían a esta fuerte desecación y los árboles adquirirían un porte repodado y postrado. Otros investigadores ven en este porte aberrante la huella de una intensa abrasión eólica, por el limado severo de todas las partes del árbol debido a la acción de los cristales de hielo que arrastra el viento. En cualquier caso, y con independencia de que la totalidad o sólo una parte de los procesos ligados a la existencia de una transición bosque pasto sean claramente la repercusión de un gradiente de temperaturas, parece claro que la montaña crea con la altitud condiciones de vida infraarbórea, abriendo el camino al desarrollo de comunidades de plantas herbáceas, más capaces de sobrevivir y medrar a lo largo de veranos fríos y cortos por la escasa inversión que realizan en estructuras de sostén, como el tronco y las ramas, que "lastran" productivamente al vegetal.

La expresión de otros factores en el modelado del paisaje vegetal

A partir de las ideas expresadas en los anteriores párrafos se concluye que la vegetación en la montaña responde a cambios en los factores físicos que se expresan de un modo gradual y casi predecible. Estos factores –como la temperatura o la presión atmosférica– se denominan *zonales*, por definir "zonas" amplias sobre las que ejercen su influencia de un modo similar. Como ya se ha puesto en evidencia, tan sólo la expresión de gradientes bien definidos en los valores de las distintas variables afectadas por tales factores genera una diversidad notable de paisajes, sucediéndose comunidades de plantas de fisonomía y fisiología muy contrastada. Sin embargo, el universo natural de las cordilleras es aún más complejo, desarrollándose en ocasiones intrincados mosaicos de difícil explicación. Esta diversidad debe tener causas que la justifiquen por encima de la variación gradual con la altitud en la expresión de los factores *zonales*. Existen, en efecto, circunstancias que imprimen su huella en la vegetación de un modo circunstancial, anecdótico, dependiendo su acción de condiciones concretas de cada punto del relieve. Estos factores así conceptuados reciben el nombre de *locales o azonales*, por oposición a los anteriormente definidos cuyo efecto era en cierta medida predecible.

El hombre modifica el paisaje vegetal. Ladera deforestada y cubierta de erizón (Echinosparium horridum) *en el Pirineo.*

La existencia de un relieve acentuado, donde cobra relevancia y peso la dimensión vertical, justifica la notable expresión de factores de naturaleza "local" en los medios montañosos. Siendo a favor de la pendiente la mayor parte de los flujos de materiales, una primera repercusión de la tercera dimensión es que los procesos erosivos actúan con mayor intensidad sobre las laderas de pendiente acentuada. Esto hace que aparezcan áreas donde el suelo es incapaz de alcanzar desarrollos importantes, incluso sin la intervención de terceros que acentúen el proceso. Tal circunstancia por sí sola ya alcanza a repercutir notablemente sobre el paisaje, ya que impide el desarrollo homogéneo de la vegetación en zonas afectadas por climas idénticos.

Por otro lado, la elevación genera sombras. Este hecho condiciona en gran medida los contrastes climáticos sufridos por la vegetación, al afectar a la cantidad de horas de sol que recibe la ladera. Así, en nuestras latitudes, las exposiciones norte se comportan de distinto modo que las sur, siendo estas últimas residencias más severas para la vida vegetal. De hecho, cuando se presentaba una sucesión potencial de pisos de vegetación afectados por cambios según la altitud no se mencionaba la existencia de grandes masas de *Pinus sylvestris* que cubren buena parte de las laderas pirenaicas en altitudes casi equivalentes a las sugeridas para el hayedo. Estos pinares residen en orientaciones sur, incapaces de potenciar el desarrollo de vegetación caducifolia de corte centroeuropeo. Tales orientaciones reciben una mayor cantidad de energía proveniente del sol, lo que redunda en un régimen de temperaturas más elevado a lo largo del año y una mayor aridez que sus homólogas que miran hacia el norte. El pino silvestre, muy tolerante a climas de carácter *continental* ocupa estas posiciones. No es gratuita pues la tradicional división en *pacos* (exposiciones norte) y *solanos* (exposiciones sur) que realiza el montañés que habita en el Pirineo, al reconocer claras diferencias en la potencialidad natural de cada una de ellas.

No sólo la exposición de las laderas afecta al clima. La orientación de la cadena montañosa en general –o de cada sierra en particular– también lo hace, al favorecer o dificultar la recepción de humedades procedentes de frentes con direcciones de desplazamiento preferentes. Así, las laderas a barlovento de los frentes recogerán buena parte de la humedad, en especial si las cotas máximas son elevadas. Por el contrario, a sotavento se expresará una relativa sequía: el aire habrá perdido buena parte

de su carga por precipitación en la otra vertiente y su humedad relativa disminuirá progresivamente a medida que se caliente de nuevo al descender por la ladera al socaire. De hecho, la suma de una exposición norte y de una apertura a los frentes procedentes del cantábrico participan en conferir un carácter más húmedo y fresco a la cara aragonesa del Moncayo.

Un relieve tortuoso afecta necesariamente al movimiento –tanto superficial como subterráneo– del agua. Las redes fluviales obedecen a aspectos estructurales de la cordillera, generando a su paso paisajes de ribera, con presencia de especies propias de estos ecosistemas que, como los sauces (s.l.) no tienen cabida en otras comunidades forestales. Por otro lado, distintas circunstancias provocan la canalización subcortical del agua recibida en las cuencas y su aparición repentina como manantiales que modifican puntualmente la fisiología del paisaje. La existencia de depósitos morrénicos, contactos litológicos entre materiales de distinta permeabilidad, grietas o fisuras en terrenos calizos son ejemplos de lo anteriormente señalado. El movimiento vertical del agua puede crear "inversiones" en el esquema teórico de la vegetación, al disponer los pies de las laderas de mayores cantidades de este recurso que las zonas intermedias. La presencia de muchas fresnedas en las partes bajas de algunas sierras obedecen a este fenómeno de inversión en la frescura de los ambientes montañosos.

No sólo el agua desciende a favor de la gravedad. El aire frío, de mayor densidad, también fluye ladera abajo. La presencia de una hondonada o de un valle muy cerrado puede provocar la acumulación de este aire que desciende desde cotas más altas, generando *inversiones térmicas* que repercuten en la composición de las comunidades de plantas. Esto convierte a tales rincones en zonas especialmente frescas, alterándose así la disposición de los pisos de vegetación. Por otro lado, esta tendencia al movimiento continuo del aire a favor o en contra de la gravedad hace de las montañas zonas típicamente ventosas. En algunos puntos el viento es tan frecuente y abundante que impide el desarrollo de la vegetación propia de esa banda altitudinal. Un caso típico de este hecho lo ofrecen los collados o puertos, desprovistos en ocasiones de cobertura arbórea incluso en cotas que teóricamente no sobrepasan las propias del límite del bosque en esa cordillera.

La conjunción de varios de estos factores puede provocar la génesis de fronteras ecológicas de difícil explicación, que rompen de entrada muchas de las previsiones que el naturalista establece sobre la vegetación potencial de un territorio. Rincones tan peculiares como el Cañón de Añisclo deben su casi caprichosa disposición de elementos vegetales al efecto combinado de varios de los factores –tanto zonales como locales– antes mencionados, permitiendo un estrecho contacto entre plantas de filiación mediterránea y elementos florísticos propios de climas más fríos o húmedos.

No podría cerrarse esta sucinta reflexión sobre la diversidad de factores ecológicos que influyen sobre el paisaje en la montaña sin hablar del hombre, agente modelador por excelencia de la vegetación. El uso diferencial de distintas áreas propicias para el desarrollo de actividades agrarias o ganaderas ha conducido a la desaparición del bosque en buena parte del territorio. La quema periódica del matorral de sustitución de primitivas comunidades forestales para el favorecimiento del pasto –actividad que constituye el *artigueo* pirenaico– provoca un deterioro irreversible del suelo, que conduce a una regresión tal de la vegetación que puede condicionar drásticamente sus posibilidades de recuperar su aspecto original. Tan importante es el efecto que ha ejercido desde tiempos históricos el hombre que será su huella la primera que considerar al analizar el paisaje de un territorio. Muchas de las fronteras biológicas que se han presentado en páginas anteriores son, por desgracia, de difícil apreciación en nuestras montañas, al estar enmascaradas por efecto antrópico. El límite superior del bosque, extraordinario ejemplo de las relaciones planta-ambiente en la alta montaña, es el propio de un proceso cuya expresión original es difícil de reconocer actualmente. La mayoría de los contactos en altitud entre los pinares y el pasto obedece a la deforestación de las altas sierras realizada con objeto de extender la superficie útil para el ganado. Tan sólo algunas localidades concretas sierra de las Cutas (Torla) y Respumoso (Sallent de Gállego) en el Pirineo aragonés y las laderas del monte Neouvielle (Aragnouet) en el Pirineo francés –hablan bien a las claras de la transición de formas de crecimiento del pino negro a medida que se alcanza el límite de la especie.

Epílogo

La influencia de distintos factores físicos hacen de la montaña un territorio rico en contrastes paisajísticos. El relieve genera gradientes de temperatura, precipitación y luminosidad que las plantas detectan. Estos gradientes, de efecto predecible con los actuales conocimientos geográficos, son la causa de la existencia de bandas de vegetación que se suceden a lo largo de la pendiente. Otros factores, más erráticos en su manifestación, actúan localmente, modelando definitivamente el paisaje vegetal.

Un territorio que encierra tanta diversidad proporciona al estudioso de la naturaleza la oportunidad de conocer las leyes que controlan la estructura y el funcionamiento de las comunidades de plantas. La montaña constituye por lo tanto un escenario óptimo para la investigación sobre estos aspectos. No sólo el naturalista profesional puede acercarse a nuestras cordilleras en busca de conocimiento. También el aficionado puede alcanzar sus propias conclusiones tras la observación reflexiva del paisaje, haciendo de la geobotánica o de la ecología una ciencia abierta a la participación de todos. ●

BIBLIOGRAFIA

Montserrat, P. 1971. *La Jacetania y su vida vegetal.* Ed. Caja de Ahorros y Monte de Piedad de Zaragoza, Aragón y Rioja.

Villar, L. 1980. *Catálogo florístico del Pirineo occidental español.* Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental. 11. 422 pp. Jaca (Huesca).

Villar, L. 1982. *La vegetación del Pirineo occidental. Estudio de geobotánica ecológica.* Institución Príncipe de Viana. Suplemento de Ciencias. Nº 2: 263-433.

Montserrat-Martí, G. 1987. *Catálogo florístico del macizo de Cotiella y la sierra de Cota. Pirineo aragonés.* Colección de estudios altoaragoneses. 19. 390 pp. Diputación Provincial de Huesca.

Ninot, J. M., A. Romo y J. A.Sesé. 1993. *Macizo del Turbón y sierra de Sis. Flora, paisaje vegetal e itinerarios (Prepirineo aragonés).* Naturaleza en Aragón 6. 495 pp. Gobierno de Aragón.

Allué-Andrade, J. L. 1980. *Atlas fitoclimático de España. Taxonomías.* 221 pp. INIAMAPA.

Gil-Pelegrín, E y L.Villar-Pérez. 1988. *Structure of mountain pine (Pinus uncinata) populations at its upper limit in Central Pyrenees.* Pirineos. 131: 25-42.

Gil-Pelegrín, E. 1995. *Estudios ecofisiológicos sobre* Pinus uncinata *Mill. en el límite superior de la especie.* Tesis doctoral. 251 pp. Universidad Autónoma de Madrid.

Balcells, E. y E. Gil-Pelegrín. 1992. *Consideraciones fenológicas de las biocenosis de altitud en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, acompañadas y apoyadas mediante estudio preliminar de los datos meteorológicos obtenidos desde 1981 a 1989 en el observatorio de Góriz.* Lucas Mallada 4: 71-162.

Tranquillini, W. 1979. *Physiological ecology of the alpine timberline.* Ecological Studies, 31. Springer-Verlag. Berlín.